Entwicklungsgeschichte der Prothallien von Equisetum limosum Willd. und Equisetum variegatum Schleich.

Mit 3 Abbildungen im Text und Tafel I – X.

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät
der Universität Marburg

vorgelegt von

Wilhelm Strey
aus Rathenow

Marburg 1931

BUCHDRUCKEREI H. CHR. SOMMER / BAD EMS

Als Dissertation angenommen am 28. Januar 1931.
Berichterstatter: Herr Prof. Dr. Claußen.
Tag der mündlichen Prüfung: 28. Januar 1931.

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

INHALTSVERZEICHNIS.

A. Historische Einleitung 5

B. Technische Erörterungen 8

1. Sammlung der Sporen 8
2. Nährböden 8
3. Aussaat 10
4. Behandlung der Kulturen 10
5. Mikroskopische Beobachtung 13
6. Fixierung und Färbung 13

C. Untersuchungsergebnisse 14

I. Entwicklung des Gametophyten von Equisetum limosum Willd. und Equisetum variegatum Schleich. . . . 14
1. Allgemeines 14
2. Entwicklung der Prothallien 18
a) Vegetationsorgane 18
b) Sexualorgane 25

II. Entwicklung des Sporophyten 30

D. Zusammenfassung 37

Literaturverzeichnis 40

Tafelerklärungen 45

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555603_0097

A. Historische Einleitung.

Die Schachtelhalme waren besonders um die Mitte des vorigen Jahrhunderts Gegenstand zahlreicher Untersuchungen, deren Hauptergebnisse dahin zusammengefaßt werden können, daß ihre Zugehörigkeit zu den Pteridophyten entwicklungsgeschichtlich festgestellt und ihr morphologischer und anatomischer Aufbau näher untersucht wurde. Die vor dieser Zeit liegenden Untersuchungen von Vaucher (1817), Agard'h (1822) und Bischoff (1828) bedurften weitgehender Berichtigungen, welche durch Thuret (1849) mit der Entdeckung der Antheridien an den Schachtelhalmprothallien eingeleitet wurden. Besonders Milde (1850) beschäftigte sich mit der Untersuchung der Equisetensporen und der Prothalliumbildung, legte aber größeren Wert auf eine systematische Ordnung der verschiedenen Arten auf Grund anatomischer Unterschiede. Mit der Auffindung der Archegonien durch Hofmeister (1852) wurde die Aufmerksamkeit von den bis dahin vornehmlich untersuchten Sporophyten auf die geschlechtliche Generation gelenkt und durch die Arbeiten von Milde (1864), Hofmeister (1852) und Duval-Jouve (1864) die ersten Beobachtungen darüber veröffentlicht. Eine für die damaligen

Verhältnisse eingehende und umfassende Beschreibung sämtlicher bekannter Schachtelhalme schuf Milde 1867 in seiner „Monographia Equisetorum". Einen weiteren Fortschritt in der Kenntnis der Schachtelhalmentwicklung bedeuteten dann die Mitteilungen von Sadebeck (1879) über die Antheridienbildung und über die Embryologie. Buchtien (1887) erzielte dann durch Untersuchungen an künstlich auf Torf und Lehm gezogenen Prothallien neue Ergebnisse und gewann klarere Vorstellungen von früher bereits gemachten Beobachtungen. Damit war in großen Zügen die Entwicklungsgeschichte der Equisetaceen festgelegt, welche Sadebeck (1900) in den „Natürlichen Pflanzenfamilien" von A. Engler und K. Prantl zusammenfaßte. In späteren Jahren erschienen Beiträge von Perrin (1911) und Ludwigs (1911), von denen die des letzteren über den Oeffnungsmechanismus der Antheridien, über Geschlechtsbeeinflussung und über Knöllchenbildung der Prothallien von Wichtigkeit sind.

Darauf tritt eine Unterbrechung in den Untersuchungen ein, wenn man von den Veröffentlichungen über zwei tropische Arten von Kashyap (1917) über Equisetum debile und Walker (1921) über Equisetum laevigatum absieht. Beide Autoren fanden im Freien derart von den europäischen, in Kulturen gezogenen Prothallien abweichende Formen, daß der Zusammenhang solange nur schwer herzustellen war, bis durch Mäckel (1924) eine Untersuchung von im Freien gefundenen Prothallien erfolgte. Damit waren wieder Lücken in der Kenntnis des Prothallienaufbaues, besonders des Meristems und der Geschlechtsorgane ausgefüllt.

Von Arbeiten jüngeren Datums erschienen noch 1928 Abhandlungen von Campbell über die Embryologie von Equisetum debile und von Sethi (1928) über die Geschlechtsorgane, die Befruchtungsvorgänge und die Embryologie bei derselben Art. Beide Autoren bedienten sich Materials, welches sie im Freien gefunden hatten. Schratz (1928) unterzog sich der Aufgabe, die Geschlechtsverteilung bei verschiedenen

Ernährungsbedingungen zu untersuchen und erhielt bei Equisetum arvense Prothallien, welche den im Freien beobachteten Formen nahe kamen.

Die vorliegende Arbeit soll den Nachweis dafür erbringen, daß auf Agar-Agar-Nährböden gezogene Prothallien bei Wahl günstiger Bedingungen den Formen im Freien gleichzustellen sind und in ihrer Entwicklung aus der Spore bis zur Geschlechtsreife des Prothalliums fortlaufend beobachtet werden können. Als Objekte habe ich zwei bisher nur lückenhaft untersuchte Arten, Equisetum limosum Willd. und Equisetum variegatum Schleich. gewählt.

B. Technische Erörterungen.

Sammlung der Sporen.

Die Sporen von Equisetum limosum und Equisetum variegatum wurden in der Weise gewonnen, daß im botanischen Garten zu Marburg gesammelte, möglichst saubere, reife Sporophyllstände in ein Reagenzglas hinein, ausgeklopft wurden. Die Gläser waren sterilisiert und mit einem Wattebausch verschlossen worden. Größte Vorsicht und Sauberkeit beim Einsammeln ist unbedingt anzuraten, da sonst die Kulturen durch Bakterien, Algen und Pilze in ihrem Bestand bedroht sind. Zum Teil sind wohl die häufigen Mißerfolge früherer Bearbeiter, wie Buchtiens (1887) mit Equisetum limosum, auf die mangelnde Sorgfalt beim Sporeneinsammeln zurückzuführen.

Nährböden.

Die Prothallien wurden auf festen Agar-Agar-Nährböden gezogen, welche sich bei Kulturen von Farnprothallien als brauchbar erwiesen hatten (Döpp, 1927). Als Zusätze zum Agar kamen zwei Nährlösungen

zur Verwendung, die von Arthur Meyer und diejenige von Knop in einer Konzentration von $^1/_1$, $^1/_5$ und $^1/_{10}$ der normalen.

Die Zusammensetzung derselben in Normalkonzentration ist folgende:
Nährlösung nach A. Meyer:

1,0 g KH_2PO_4
1,0 g NH_4NO_3
0,3 g $MgSO_4$
0,1 g $CaCl_2$
0,1 g NaCl
0,01 g $FeCl_3$
1000 g dest. Wasser.

Nährlösung nach Knop:

1,0 g $Ca(NO_3)_2$
0,25 g KCl
0,25 g $MgSO_4$
0,25 g KH_2PO_4
Spur $FeCl_3$
1000 g dest. Wasser.

Es war zweckmäßig, diese Nährlösungen in fünffacher Konzentration herzustellen und sie erst unmittelbar vor dem Gebrauch zu verdünnen, da sich in denen von normaler Konzentration schon nach kurzer Aufbewahrung Algen ansiedelten und sie unbrauchbar machten. Auf je 100 ccm der Nährlösung wurden 2 g gut gewässerter und gewaschener Agar-Agar hinzugesetzt und die Mischung so lange gekocht, bis der Agar zergangen war. Als Ersatz für das verdampfende Wasser setzte ich noch auf 100 ccm Nährlösung ungefähr 15 ccm Wasser hinzu und filtrierte die Flüssigkeit unter Druck durch ein mit heißem Wasser angefeuchtetes Wattefilter. Die fertigen Nährböden wurden dann in Flaschen gefüllt, sterilisiert und nach Bedarf in sorgfältig gereinigte, bei 140 Grad

2 Stunden im Trockensterilisator keimfrei gemachte Petrischalen in einer Schicht von ca. 1 cm Dicke ausgegossen.

Aussaat.

Die Sporen wurden aus den Reagenzgläsern mittels eines ausgeglühten Platindrahtes entnommen und durch leichtes Beklopfen dieses in möglichst gleichmäßiger Verteilung auf das Substrat gebracht. Bei der Aussaat achtete ich darauf, daß der Deckel der Petrischalen nur seitlich gelüftet, nicht ganz abgehoben wurde, um einer Infektion möglichst vorzubeugen. Daß trotzdem ungefähr $^1/_4$ der Kulturen zugrunde gingen und andere sich als mehr oder weniger infiziert erwiesen, lag daran, daß beim Ausklopfen der Sporen aus den Sporophyllständen die an diesen haftenden Algen-und Pilzsporen mit in das Saatmaterial hineingelangt waren. Hatte ich frische Sporophyllstände zur Verfügung, so klopfte ich diese wohl auch unmittelbar über dem Nährboden aus. Meist zog ich eine ziemlich dichte Aussaat aus später noch zu erläuternden Gründen einer dünnen vor, obwohl auch bei dieser die Sporen durch die Elateren in kleinen Gruppen zusammengehalten wurden.

Behandlung der Kulturen.

Die Schalen wurden bei verschiedener Lichtintensität gehalten und nach jeder Beobachtung genau in die Anfangstellung zurückgebracht, die auf der Unterlage gekennzeichnet war. Als Standort wählte ich im ersten Sommer ein nach Süden gelegenes Fenster meines Arbeitsraumes, das Warmhaus und ein nach Norden gerichtetes Gestell auf dem Hof des Instituts. Im zweiten Sommer wurde insofern ein Wechsel vorgenommen, als das Südfenster als Standort fortgelassen und dafür ein Nordfenster genommen wurde. Die Kulturen schützte ich vor direkter Sonnenbestrahlung in den Mittagsstunden durch Bedecken mit Matt-

glasscheiben oder Schirmen aus Pauspapier. Bewässerung brauchte in den ersten 2 Monaten nach der Aussaat nicht zu erfolgen. Erst später, als durch die notwendig werdende Entfernung des Kondenswassers von den Deckeln der Schalen eine merkbare Eintrocknung des Nährbodens eingetreten war, benetzte ich die Prothallien mit Hilfe eines Zerstäubers oder schnitt aus dem Nährboden Stücke heraus und füllte die Löcher mit abgekochtem Leitungswasser. Bei mehrere Monate alten Kulturen empfiehlt es sich auch, von Zeit zu Zeit einige ccm einer $^1/_{10}$ Nährlösung hinzuzusetzen.

Zur Erzielung von Archegonien tragenden Prothallien oder zur Erzeugung von Sporophyten hat sich das Umpflanzen junger Prothallien auf neue Nährböden sehr bewährt. Die Verpflanzung mußte sehr vorsichtig vorgenommen werden, da die jungen Vorkeime sehr empfindlich gegen das Lösen vom Substrat waren. Besonders Equisetum variegatum machte in dieser Beziehung Schwierigkeiten. Auf dem neuen Nährboden wurden die Prothallien in weiten Abständen voneinander gepflanzt und entwickelten sich meist zu beträchtlicher Größe. Vorzugsweise entstanden Archegonien tragende Prothallien, deren Befruchtung ich folgendermaßen erzielte. Da die Antheridienentwicklung bei den umgepflanzten Exemplaren vorüber war, als die Archegonien zur Reife gelangten, ließ ich in einem Schälchen mit sterilen Leitungswasser Spermatozoiden aus Antheridien von Prothallien anderer Kulturen derselben Art ausschlüpfen und brachte das spermatozoidhaltige Wasser mit einer Pipette zwischen die Lappen der weiblichen Prothallien. Bisweilen übergoß ich auch die Kulturen mit abgekochtem Wasser und warf einige Prothalliumstücke mit reifen Antheridien hinein. Nach Verlauf von 2—3 Stunden wurde das Wasser wieder entfernt und die weitere Bewässerung wieder mit dem Zerstäuber vorgenommen. Die Ausbeute an Embryonen und jungen Sporophyten war zufriedenstellend. Besonders gut ließ sich die Entwicklung der Sporophyten an den einzeln stehenden Prothallien beobachten.

Im allgemeinen habe ich wenig Schwierigkeiten gehabt, die Prothallien bis zur Reife der Geschlechtsorgane und Erzeugung von Sporophyten zu bringen, obwohl gerade Equisetum limosum als schwer kultivierbar bezeichnet wird. Diese Angabe mag darin ihren Grund haben, daß Erde, Torf oder andere Nährböden verwendet wurden, die weniger gut sind und bei denen die Unterdrückung anderer Oganismen in der Kultur noch schwieriger war, als bei dem von mir benutzten Agar-Agar.

Diese Mißerfolge bei einem Substrat von Torf oder Humus veranlaßten mich, die Wasserstoffionenkonzentration der von mir benutzten Agar-Agar-Nährböden zu bestimmen und mit der durch Odén[1]) für Humusstoffe bekannten zu vergleichen. Dieser bestimmte für Torf und moorige Erde den Wasserstoffexponenten zu 3,4—4,0. Für die reine Nährlösung nach Meyer war der Wasserstoffexponent PH 4,8, für die nach Knop PH 5,4. Demnach besaß die letzte Lösung einen minder sauren Charakter. Bei den Agar-Agar-Nährböden trat eine wesentliche Aenderung ein. Für Agar mit Knopscher Nährlösung war PH = 6,5 und für Agar mit Nährlösung nach Meyer PH = 5,8. Der Agar schwächt also den sauren Charakter der reinen Lösungen erheblich ab. Zweifellos vertrugen die umgepflanzten Sporophyten den stark sauren Boden nicht. Dagegen wuchsen sie auf den fast neutralen bzw. schwach-sauren Agar-Agar-Nährböden ausgezeichnet. Die Wasserstoffionenkonzentration der reinen Nährlösung wurden mit der Gaskette, die der Agarböden mittels der Chinhydronelektrode gemessen.

Meine Kulturen konnten zwar in den ersten Wochen vor Infektionen ziemlich gut geschützt werden, aber später gelangten bei der Beobachtung und Bewässerung Bakterien, Algen und Pilze hinein, die dann freilich keinen großen Schaden mehr hervorriefen. In manchen Fällen erlebte ich es, daß die Prothallien bis zur Reife der Antheridien lebensfähig blieben, trotzdem das ganze Substrat von Algen überwuchert war.

[1]) 1919, Odén, Sven: Die Huminsäuren. Monographien zur reinen und angewandten Kolloidchemie. Bd. XI. 1919.

Mikroskopische Beobachtung.

Die Entwicklung der jungen Prothallien ließ sich leicht, die der älteren schwieriger in der Weise verfolgen, daß die geöffnete Petrischale auf den Objekttisch des Mikroskops gestellt und mit einer Glasplatte bedeckt wurde, welche in der Mitte eine Oeffnung zum Hindurchführen des Objektivs besaß. Auf diese Art wurde die Verdunstung des Wassers eingeschränkt und die Gefahr einer Infektion herabgesetzt.

Die Lage der beobachteten Objekte zeigten dünne Glasstäbchen an, mit deren Hilfe ein und dasselbe Prothallium zur Verfolgung seiner Entwicklung und zur Herstellung der Zeichnungen wiedergefunden werden konnte. Sobald die Prothallien mehrschichtig wurden, konnte nur die Oberflächenansicht zeichnerisch dargestellt werden. Zum Studium des inneren Baues mußte ich auf Mikrotomschnitte zurückgreifen. Einen Vorteil stellte die Verwendung des lichtdurchlässigen Agar-Agar-Nährbodens auch für die Mikrophotographie dar. Durch Aufsetzen einer Kamera von Busch wurden die beigegebenen Aufnahmen bei durchfallendem Licht unter Einschaltung eines Gelbfilters gemacht.

Fixierung und Färbung.

Als Fixierungsmittel habe ich ausschließlich Chrom-Essigsäure (0,5 g Chromsäure und 2 ccm Eisessig in 100 ccm Wasser gelöst) verwendet und damit gute Erfolge erzielt. Um eine durchgehende Fixierung der stark verzweigten, lappigen Prothallien zu gewährleisten, mußten die Objekte unter der Wasserstrahlpumpe von den anhaftenden Luftblasen befreit werden. Die Mikrotomschnitte stellte ich teils in einer Dicke von 7 μ, teils in einer solchen von 10 μ her und färbte sie nach Heidenhain mit Haematoxylin-Eisenalaun unter Gegenfärbung mit Eosin-Nelkenöl.

C. Untersuchungsergebnisse.

I. Entwicklung des Gametophyten von Equisetum limosum Willd. und Equisetum variegatum Schleich.

1. Allgemeines.

Die Erscheinungen bei der Sporenkeimung der Schachtelhalme sind von Milde (1850), Hofmeister (1842) und Buchtien (1887) eingehend beschrieben worden. Meine Beobachtungen stimmen im allgemeinen mit deren Ansichten überein. Die Sporen der beiden von mir untersuchten Arten behalten ihre Keimfähigkeit im Gegensatz zu den Farnsporen nur kurze Zeit, im Höchstfalle 20 Tage vom Augenblick der Einsammlung ab gerechnet. Die Art der Aufbewahrung spielt hierbei eine untergeordnete Rolle. Die Beobachtung von Perrin (1911), daß die Sporen von Erquisetum arvense in einer leicht feuchten Atmosphäre bis zu 1 Monat ihre Keimfähigkeit behielten, kann ich für die vorliegenden Arten nicht bestätigen. Bei Equisetum limosum könnte man vielleicht eine Verlängerung der Dauer der Keimfähigkeit erwarten, da die Sporen

an feuchten Standorten ausgestreut werden. Ich habe aber Sporen, welche mehr als 20 Tage alt waren, nur zu einem ganz geringen Prozentsatz zur Keimung bringen können und auch dann gingen die Prothallien nach wenigen Tagen restlos ein.

Die Keimzeit beträgt bei beiden Arten bei mittlerer Zimmertemperatur im Durchschnitt 2—3 Tage; doch tritt auch schon nach 1—1½ Tagen bei manchen Exemplaren die erste Wand auf. Abgesehen von dem Alter der Sporen ist die Keimung von Temperatur, Beleuchtungsintensität, Nährsalzkonzentration und Aussaatdichte abhängig.

Ueber diese Faktoren soll hier einiges bemerkt werden.

Temperatur: Die Prothallien ertragen Temperaturschwankungen von erheblichen Ausmaßen. In denjenigen Schalen, die von direktem Sonnenlicht getroffen wurden, und in denen sich infolgedessen eine sehr hohe Temperatur entwickelte, gingen sie bald zugrunde. Wie hoch die Temperatur war, kann ich nicht genau angeben. Den auf dem Hofe des Instituts gehaltenen Kulturen konnten selbst leichte Nachtfröste nichts anhaben. Zur Vermeidung von zu hohen Temperaturen schützte ich die Kulturen vor starker direkter Bestrahlung durch Pauspapierschirme oder Mattglasscheiben.

Beleuchtungsintensität: Bei niederer Beleuchtungsintensität vergeilen die Prothallien, während sie bei mittlerer in Petrischalen normal wachsen. Hohe Beleuchtungsintensitäten sind wohl nicht in erster Linie als solche schädlich, sondern durch die in der Petrischale erzeugten hohen Temperaturen, wie oben schon gesagt ist.

Nährsalzkonzentration: Wichtig zur Erzielung normaler Keimlinge ist ferner die Konzentration der den Nährböden zuzusetzenden Nährlösungen. Diejenigen Nährböden, welche die normale Salzmenge in 1 Liter Wasser enthielten, kamen hauptsächlich für Prothallien in Betracht, die aus dichten Kulturen verpflanzt werden sollten. Die besten Ergebnisse für die gewöhnlichen Kulturen zeitigte eine Lösung von der

Konzentration $^1/_5$, welche daher die meiste Anwendung fand. Buchtien (1887) gibt zwar an, daß in einer Nährlösung von $^3/_{00}$ die Keimung sehr langsam vonstatten gehen soll, doch kann ich dieser Ansicht für die beiden von mir untersuchten Arten nicht beipflichten. Hatte die Nährlösung nur die Konzentration $^1/_{10}$, so ergaben sich auch noch befriedigende Resultate. Doch reichte der Erfolg bei der Konzentration $^1/_{10}$ nicht an denjenigen bei der Konzentration $^1/_5$ heran. Bei der Verwendung beider Nährlösungen, Meyer und Knop, ergaben sich nur geringe Unterschiede. Auf den Nährböden mit Meyerscher Lösung zeichneten sich die Prothallien durch Reichtum an Chlorophyll und schnelleres Wachstum aus.

Die Benutzung schwacher Lösungen hatte technische Vorteile, da die Prothallien sich auf ihnen meist mehr flächenförmig entwickelten. Bei stärkerer Salzkonzentration bildeten sich gleich gedrungene, stark verzweigte Zellkörper, deren Beobachtung und zeichnerische Darstellung bald ein Ding der Unmöglichkeit wurde. Bei beiden Arten konnte ich, sobald die Prothallien mehrschichtig wurden, nur noch die Entwicklung der Oberflächenzellen verfolgen und auch diese nur noch mangelhaft, sobald Lappenbildung eintrat.

Aussaatdichte: Die Keimung und Entwicklung der Spore hängt außerdem wesentlich von der Dichte der Aussaat ab. Bei dichter Aussaat keimen sie besser und wachsen schneller zu langgestreckten, dem Licht zugekehrten Prothallien aus. Allerdings vermögen diese meist nur Antheridien hervorzubringen. Selten war in dichten Kulturen ein Archegonien tragendes Prothallium zu finden. Um dem bald auftretenden Mangel an Licht und Platz abzuhelfen, wandte ich mit Erfolg die Methode des Umpflanzens an und erhielt so wohl ausgebildete, meist Archegonien tragende Prothallien, die in ihrem Habitus den im Freien vorkommenden ähnlich sein dürften.[1]) Die durch Kultur erhaltenen Pro-

[1]) Ich habe nicht ermitteln können, ob erwachsene Prothallien von Equisetum variegatum im Freien je beobachtet wurden.

thallien blieben in vielen Fällen über ein Jahr lebensfähig. Für diejenigen Exemplare, welche der fortlaufenden Beobachtung unterzogen wurden, schaffte ich durch Entfernung der umliegenden Exemplare Platz.

Die Wachstumsbedingungen der Prothallien waren besonders gut im feuchtwarmen, hellen Gewächshause. Hier trat zwar die Keimung nur wenig früher ein, aber die Entwicklung der Prothallien ging lebhafter vor sich und die Reifung der Geschlechtsorgane erfolgte in bedeutend kürzerer Zeit als an den anderen Standorten. Sehr gut gediehen die Kulturen auch auf dem Hofe des Instituts.

Die Länge und Menge der Rhizoiden war bei beiden Arten sehr verschieden. Equisetum limosum besaß wenige, aber sehr lange Rhizoiden, welche sich auch bei dichten Kulturen wenig mit denen der Nachbarprothallien verflochten. Bei Equisetum variegatum hingegen bildeten viele, kurze Rhizoiden ein dichtes Geflecht mit denen der Nachbarn, so daß ich oft Schwierigkeiten hatte, ein Exemplar unversehrt einer Schale zur Beobachtung oder zum Umpflanzen zu entnehmen.

Die Keimung der Spore geht in der Weise vor sich, daß sich schon 6—8 Stunden nach der Aussaat eine starke Vergrößerung bemerkbar macht und die Chloroplasten eine längliche Form annehmen, sich einschnüren und durch Teilung rasch vermehren. Nur wenig später werden entweder gleichzeitig oder kurz hintereinander die Elateren und die beiden äußeren Sporenhäute abgeworfen. Zum Teil bleiben deren Trümmer noch ziemlich lange am jungen Prothallium haften. Die bis hierhin kugelige Spore wölbt sich auf der dem Licht abgewandten Seite vor und bildet eine Ausstülpung mit erheblich geringerem Chloroplasteninhalt. Die erste Wandbildung vollzieht sich in der Mehrzahl der Fälle so, daß eine mehr oder weniger stark gewölbte, uhrglasförmige Membran sich senkrecht zur Achse des einfallenden Lichtes bildet, deren Krümmung abhängig vom osmotischen Druck ist, wie Gistl (1929)

neuerdings gezeigt hat. Die dem Licht zugewandte Zelle stellt die Mutterzelle des Prothalliums dar, während die durch die uhrglasförmige Wand abgeschnittene Ausstülpung zum Rhizoid wird und schon nach Verlauf von wenigen Stunden sich gestreckt und fadenförmige Gestalt angenommen hat. Dieses Rhizoid dringt meist gleich in das Substrat ein oder liegt ihm noch eine Strecke weit auf, wobei die wenig vorhandenen Chloroplasten verblassen. Ist die Atmosphäre mit Wasserdampf gesättigt, so wachsen auch häufig Rhizoiden in den Raum hinein und behalten dann mäßig grüngefärbte Chloroplasten.

Auf die zuerst gebildete Wand trifft — bei fortschreitender Entwicklung — meist eine zweite, in der Mutterzelle des Prothalliums längs verlaufende Membran senkrecht auf. Die folgenden Wände werden dann meist nach dem Gesetz der rechtwinkligen Schneidung angelegt. Doch wird nicht selten auch die zweite Wand parallel zur ersten gebildet. Folgen parallel zu ihr ein oder mehrere andere, so nimmt das Prothallium den Charakter eines Zellfadens an. Der Zellfaden geht dann allerdings bald am Vorderende in eine Zellfläche über, die meist sofort Lappen bildet.

Spezielle Beobachtungen über die Entwicklung der Prothallien von beiden Arten von der Spore bis zum geschlechtsreifen Zustande will ich im folgenden Abschnitt besprechen.

2. Entwicklung der Prothallien.

Vegetationsorgane.

Der Besprechung einer jeden Entwicklungsreihe schicke ich eine Tabelle voraus, aus der die Zeit der Aufnahme und das Alter des Prothalliums ersichtlich ist.

Equisetum limosum Willd. (Tafel II, Fig. 1—24).

Aussaat am 24. 5. 1929 auf $^1/_5$ Agar-Agar (Meyer).

Figur	Tag der Aufnahme	Alter in Tagen
1	27. 5. 1929	3
2	1. 6. 1929	8
3	4. 6. 1929	11
4	7. 6. 1929	14
5	10. 6. 1929	17
6	14. 6. 1929	21
7	18. 6. 1929	25
8	23. 6. 1929	30
9	25. 6. 1929	32
10	28. 6. 1929	35
11	30. 6. 1929	37
12	3. 7. 1929	40
13	6. 7. 1929	43
14	8. 7. 1929	45
15	10. 7. 1929	47
16	12. 7. 1929	49
17	14. 7. 1929	51
18	18. 7. 1929	55
19	20. 7. 1929	57
20	22. 7. 1929	59
21	25. 7. 1929	62
22	27. 7. 1929	64
23	30. 7. 1929	67
24	3. 8. 1929	71

Die Spore ist normal in eine Rhizoid bildende und eine Prothalliumzelle zerfallen, in der eine Parallelwand zu der zuerst gebildeten Wand aufgetreten ist (Fig. 1). Von den auf diese Weise entstandenen zwei Prothalliumzellen wird die vordere durch eine Längswand in zwei Hälften zerlegt, worauf dann die Bildung einer etwas schräg nach vorn verlaufenden Wand folgt (Fig. 2 und 3). Der bis dahin rundliche Prothalliumkörper erfährt eine bedeutende Streckung, wobei zwei auf das Vorderende zulaufende antikline Wände auftreten, zuerst eine linke und dann eine rechte, durch welche eine Gabelung des Prothalliums in zwei Aeste eingeleitet wird (Fig. 5). Diese tritt noch deutlicher in Fig. 6 hervor, wo sich eine weitere Streckung der Zellen vollzogen

hat. Der bisher einschichtige Zellkörper ist jetzt durch Teilungen parallel dem Substrat in einen mehrschichtigen übergegangen, dessen dem Substrat aufliegenden, also die unteren Zellen sich durch stärkeres Wachstum auszeichnen und unter den sich nach oben wölbenden Oberflächenzellen seitlich hervortreten. Die oben gelegenen Zellen heben sich durch besonders reichen Inhalt an Chloroplasten von den übrigen ab und können bei günstigen Bedingungen bald zur Ausbildung von Lappen schreiten, denen die Aufgabe der Assimilation und Antheridienentwicklung zufällt (Fig. 7 und 8).

Durch verstärktes Wachstum der dem Substrat aufliegenden Zellen vergrößert sich die Basis des Prothalliums derart, daß die ursprünglichen Oberflächenzellen jetzt nur noch als Höcker oder langgestreckte Wülste erscheinen (Fig. 9—13). Die Weiterentwicklung vollzieht sich unter Emporwölbung einzelner Zellpartien. Bald ist das Rhizoid nicht mehr imstande, allein für die Nährstoffaufnahme des Prothalliums zu sorgen. Es werden neue Rhizoiden in der Weise angelegt, daß sich untere Prothalliumzellen sackartig ausweiten und unter Streckung zu Rhizoiden umwandeln. Die Mehrzahl der Rhizoiden entsteht zwar auf der dem Licht abgewandten Seite des Prothalliums, doch beteiligen sich auch die Oberflächenzellen an ihrer Bildung. In diesen Fällen wachsen die Haarwurzeln weite Strecken durch den Raum und dringen dann erst in das Substrat ein. Der Entwicklungsgang läßt sich an Hand von Fig. 14—17 leicht weiter verfolgen. Außer neuen Rhizoiden ist bei Fig. 18 an dem linken Lappen des Prothalliums ein Höcker gebildet worden, welcher sich schon in den Anfangsstadien durch eine starke Krümmung nach oben auszeichnet, während der Hauptlappen die alte Richtung beibehält. Der Höcker des Prothalliums geht in das Bildungsgewebe der Antheridien über, das an den kleinen, stark vorgewölbten und besonders inhaltreichen Zellen leicht zu erkennen ist (Fig. 19—22).

Durch die häufige Beobachtung wird das Wachstum leider so beeinträchtigt, daß nach Bildung zweier Antheridien das Exemplar eingeht.

Das fast fertig ausgebildete Antheridium (Fig. 24 a_1) stellt ein stumpfkegelförmiges Gebilde dar, dessen Deckel aus vier Zellen besteht. Ein zweites (a_2) befindet sich in den ersten Stadien der Entwicklung. Nähere Angaben über die Antheridienentwicklung werden später gemacht.

Equisetum limosum Willd. (Tafel III, Fig. 1—21; Tafel IV, Fig. 1) Aussaat am 24. 5. 1929 auf $^1/_5$ Agar-Agar (Meyer).

Figur	Tag der Aufnahme	Alter in Tagen
Tafel III.		
1	27. 5. 1929	3
2	29. 5. 1929	5
3	1. 6. 1929	8
4	3. 6. 1929	10
5	6. 6. 1929	13
6	8. 6. 1929	15
7	10. 6. 1929	17
8	12. 6. 1929	19
9	14. 6. 1929	21
10	16. 6. 1929	23
11	18. 6. 1929	25
12	20. 6. 1929	27
13	22. 6. 1929	29
14	24. 6. 1929	31
15	26. 6. 1929	33
16	28. 6. 1929	35
17	30. 6. 1929	37
18	2. 7. 1929	39
19	5. 7. 1929	42
20	7. 7. 1929	44
21	11. 7. 1929	48
Tafel IV.		
1	19. 7. 1929	56

In der Spore trat bei diesem Objekt nach drei Tagen die erste Teilungswand auf, der eine antikline Wand folgte. Nach unverhältnismäßig schneller Streckung der Zellen trat in jeder von ihnen eine Halbierungswand auf, wodurch das ganze Prothallium in vier Zellen zerlegt wurde. Gleichzeitig wurde die erste Teilungswand, welche das Rhizoid gegen das Prothallium abgrenzte, sichtbar (Fig. 2). Weiterhin

schritt die Anlage neuer Wände gesetzmäßig fort. Eine schräg nach vorn links verlaufende Antikline wurde gebildet (Fig. 3), welcher eine antikline Wand folgte (Fig. 4). Die auch hier frühzeitig eintretende Gabelung des Thallus zeigt Fig. 5, in der in dem rechten Lappen zwei Wände hinzugekommen sind. Der linke hat bei fortschreitender Vergrößerung eine weitere Antikline erhalten. Bei seiner Weiterentwicklung wölben sich auch wieder einzelne Partien empor. Auch die Lappenbildung schreitet in zunehmendem Maße fort (Fig. 6—11). Der Lappen A krümmt sich nach oben und gelangt dadurch in bessere Beleuchtungsbedingungen (Fig. 12—16). Weiterhin erfolgt die Anlage neuer Rhizoiden in der gleichen Weise wie oben beschrieben wurde. Die weitere Entwicklung verläuft so, daß sich der Lappen B zum Träger der Antheridien ausbildet, während die übrigen Lappen nur der Assimilation dienen. In Fig. 17 lassen sich schon die Anfänge des Gewebes erkennen, welches später die Antheridien hervorbringen wird. Dieser Prozeß ist bei Fig. 18 und 19 schon soweit fortgeschritten, daß man 3 Antheridienanlagen bei a_1, a_2 und a_3 erkennen kann. Das Prothallium vergrößert seine Assimilationsflächen durch gleichzeitige Angliederung der Aeste B, C, D. Die Entwicklungsstufen eines Rhizoids zeigen am Lappen A_1, die Fig. 18 und 19. In den Lappen selbst verläuft die Teilung durch senkrecht aufeinanderstehende Wände. Bei den Zellkomplexen der Antheridien bildenden Zonen habe ich die Zellteilungsvorgänge nicht direkt verfolgen können. Ist die Entwicklung des Prothalliums bis zu diesem Stadium gediehen, so werden in rascher Aufeinanderfolge die Antheridien gebildet. Dem Alter nach ist das Antheridium a_1 das älteste gewesen, ist aber bald durch das zweitälteste a_2 der Beobachtung entzogen worden. Das Antheridium a_2 hat seinen Inhalt entlassen, welcher in Form einer Blase auf den Deckelzellen sitzt (Fig. 21). Das drittälteste Antheridium a_3 ist in seiner Entwicklung bis zur Ausbildung der Deckelzellen, also fast bis zur Reife gekommen, während das jüngste (Fig. 21 a_4) sich noch in einem jungen Stadium befindet.

Als Beispiel eines fast flächenförmigen Prothalliums diene die Abbildung auf Tafel III Fig. 22. Die ersten Zellen des Prothalliums bilden einen Zylinder, der sich in zwei flache wenig breite Lappen fortsetzt. An den beiden Hauptlappen habe ich die genetischen Linien durch verschiedene Stärke und Strichelung gekennzeichnet. Leider ist das Exemplar, nachdem das Bild entworfen wurde, nach kurzer Zeit eingegangen, ohne es bis zur Antheridienbildung gebracht zu haben.

Der Wachstumsmodus dieses Exemplars entspricht vollkommen dem der Assimilationslappen ausgewachsener Prothalien. Die Art der Anlage der Rhizoiden geht aus der Abbildung deutlich hervor.

Diesen Beispielen der Entwicklung von Prothallien von Equisetum limosum soll ein solches von Equisetum variegatum folgen.

Equisetum variegatum Schleich. (Tafel I, Fig. 1—22). Aussaat am 1. 7. 1929 auf $^1/_5$ Nährboden (Meyer).

Figur	Tag der Aufnahme	Alter in Tagen
1	14. 7. 1929	14
2	16. 7. 1929	16
3	18. 7. 1929	18
4	20. 7. 1929	20
5	22. 7. 1929	22
6	24. 7. 1929	24
7	26. 7. 1929	26
8	30. 7. 1929	30
9	1. 8. 1929	32
10	4. 8. 1929	35
11	7. 8. 1929	38
12	10. 8. 1929	41
13	12. 8. 1929	43
14	14. 8. 1929	45
15	16. 8. 1929	47
16	19. 8. 1929	50
17	21. 8. 1929	52
18	23. 8. 1929	54
19	25. 8. 1929	56
20	27. 8. 1929	58
21	30. 8. 1929	61
22	3. 9. 1929	65

Die Anfangsstadien der Prothalliumentwicklung habe ich fortgelassen, da sie bei Equisetum variegatum mit denen von Equisetum limosum vollkommen übereinstimmen. Die Bildung der Zellwände und die Anlage der Rhizoiden vollzieht sich bei beiden Arten nach denselben Gesetzen. Verschieden ist nur die äußere Gestaltung des Thallus und die Größe der Zellen, die bei Equisetum variegatum bedeutend diejenige von Equisetum limosum übertrifft, obwohl die Prothallien als Ganzes genommen viel zierlicher und kleiner sind als diejenigen von Equisetum limosum. Die Zierlichkeit wird durch die reiche Verzweigung des Prothalliums von Equisetum variegatum bedingt, das nach fast allen Seiten lange, schmale, oft fast fadenförmige Lappen aussendet, welche sich an ihren Enden schalen- oder muldenförmig verbreitern und gleichsam Tellerflächen von Zellen bilden, welche der Assimilation dienen. Bei dieser Art ist die Neigung zur Bildung von langgestreckten tordierten Verzweigungen ausgeprägt. Die Antheridien treten später auf als an gleichaltrigen Prothalien von Equisetum limosum und unterscheiden sich auch hinsichtlich ihrer Stellung auf dem Thallus von den letzteren, worüber im Abschnitt über die Antheridienentwicklung mehr mitgeteilt werden soll. Hier sei nur gesagt, daß die Antheridien nicht wie bei Equisetum limosum an der Peripherie der Prothalliumlappen sitzen, sondern mehr oder weniger in Ausbuchtungen des Thallus zu finden sind. Im allgemeinen vollzieht sich die Entwicklung bei Equisetum variegatum in der Weise, daß auch hier eine Gabelung des jungen Prothalliums eintritt, welche sich in reichem Maße fortsetzt und zur Bildung vieler Lappen führt. Die Abbildungen einige Wochen alter Prothallien erscheinen schon sehr kompliziert. Daher ist eine Verfolgung des Wachstums einzelner Zellen oft unmöglich (Fig. 1—20). Als Beispiel für die sich oben muldenartig verbreiternde Fläche eines Lappens möchte ich auf Fig. 20 hinweisen, wo bei a der Anfang gemacht und in Fig. 21 die Ausbildung eines Lappens vollendet wird, der Aehnlichkeit mit einer halbgeöffneten hohlen Hand besitzt. Die Randzellen dieses Lappens

liegen bei r. Die Antheridien befinden sich in den Ausbuchtungen bei a_1, a_2 in Fig. 22. Die Prothallien von Equisetum variegatum sind so mannigfaltig in ihren Formen, daß eine nähere Betrachtung eines Exemplars keinen Begriff von ihrer Vielgestaltigkeit geben kann. Es bleibt nur festzustellen, daß sie vorzugsweise zerschlitzte, zierliche Gebilde darstellen. Nur die Archegonien tragenden besitzen zuweilen einen kompakteren Bau.

Das Wachstum der Prothallien wurde durch die tägliche Beobachtung so beeinträchtigt, daß die Bildung der Antheridien erst nach 8—9 Wochen erfolgte, während sich selbst überlassene Kulturen schon nach 4—5 Wochen Antheridien und wenig später Archegonien hervorbrachten. Die Ansicht mancher Autoren, daß die Schachtelhalmprothallien diözisch seien, ist nach meiner Meinung abwegig. Gewiß erhält man bei dichter Saat fast ausschließlich Antheridien tragende Prothallien. Doch dürfte der Normalfall der sein, daß auf guten Nährböden zuerst Archegonien und später an demselben Exemplar Antheridien angelegt werden. Möglicherweise könnte auch der mehr oder minder große Reservestoffgehalt der Sporen von Einfluß darauf sein, ob die Prothallien Archegonien und Antheridien oder nur letztere tragen (Schratz 1928).

Bezüglich der Knöllchenbildung an den Prothallien verweise ich auf die Arbeit von Ludwigs (1911). Auch bei den von mir untersuchten Arten traten Knöllchen bei ungenügender Bewässerung und niedriger Temperatur auf und besaßen die Fähigkeit, vermöge der aufgespeicherten Nährstoffe auch nach dem Absterben des übrigen Prothalliumteils neue Lappen zu bilden. Auch die Entstehung Antheridien tragender Prothallien aus Knöllchen habe ich beobachten können.

Sexualorgane.

Schon viele Autoren wie Sadebeck (1875), Buchtien (1887) und Ludwigs (1911) haben sich mit Untersuchungen über die Entwicklungs-

geschichte und den Bau der Antheridien beschäftigt. Bei Equisetum limosum bin ich zu denselben Resultaten gekommen wie die Genannten, habe aber bei Equisetum variegatum erhebliche Unterschiede feststellen können. Zuerst will ich auf Equisetum limosum eingehen, bei dem ich schon bei einer Entwicklungsreihe (Tafel II und Tafel IV Fig. 1) auf die Bildung der Antheridien hingewiesen habe. Ein geöffnetes Antheridium zeigt Fig 1. auf Tafel IV. Eine Seitenansicht gibt Fig. 2 wieder, wo die zurückgeschlagenen Deckelzellen ein „Krönchen" bilden, welches in seiner Art bei Equisetum limosum am besten ausgebildet ist. Die Oeffnung wird durch Quellung des reifen Antheridiuminhalts der Deckelzellen und der an der Spitze gelegenen Wandzellen hervorgerufen. Erforderlich dazu ist immer die Gegenwart von Wasser, welches den polyciliaten Spermatozoiden die Möglichkeit zur Befruchtung der Archegonien bietet. Werden die Kulturen mäßig feucht gehalten, so tritt der Antheridieninhalt in Gestalt einer Blase aus der Oeffnung und bleibt zwischen den zurückgeschlagenen Deckelzellen hängen (Fig. 4 bl). Dort vertrocknet die Schleimmasse mit den Spermatozoiden und nimmt gleichzeitig mit dem Innern des Antheridiums eine braune Farbe an. In jungen Stadien heben sich die Antheridien von der Prothalliumfläche durch stark grün gefärbte, in Bildung begriffene Deckelzellen ab (Fig. 2, 3 und 4). Die Antheriden werden in späteren Stadien ihrer Entwicklung durch das Wachstum der sie umgebenden Zellen in die Höhe gehoben. Hat man eine größere Zahl älterer Antheridien vor sich, so läßt sich die Reihenfolge ihrer Anlage nicht mehr sicher feststellen (Fig. 4). Die Entwicklung eines einzelnen Antheridiums wollen wir an Hand von Tafel V verfolgen.

Das Antheridium wird in der Weise angelegt, daß sich eine durch reichen Plasmainhalt ausgezeichnete Prothalliumzelle durch eine perikline Wand in zwei Hälften teilt (Fig. 5). Die äußere Zelle wird zum Deckel, die innere zum spermatogenen Gewebe. In dem in Fig. 6 dargestellten Falle wird dann die Innenzelle durch eine perikline Wand

wiederum geteilt, während die Deckelzelle durch eine Antikline halbiert und der ganze Zellkomplex über die Oberfläche des Thallus emporgehoben wird. Die äußere spermatogene Zelle ist bereits antiklin geteilt, während in der inneren keine Wand sichtbar ist. Diejenigen Zellen, welche dem spermatogenen Gewebe benachbart sind, werden radial aufgeteilt (Fig. 7). Die Aufteilung der Wandzellen schreitet ebenso wie die des spermatogenen Gewebes unter Emporwölbung des ganzen Organs weiter fort, bis die Entwicklung der Spermatozoiden ihr Ende erreicht hat. In diesem Zustande sind sie in einer gallertartigen Masse eingebettet.

Eine etwas schief getroffene Längsschnittserie eines endständigen Antheridiums zeigt die unregelmäßige Teilung im spermatogenen Gewebe und die Deckelzellen (Fig. 1—4).

In einem Querschnittbild ist der aus 8 Zellen bestehende Deckel und das darunter liegende spermatogene Gewebe zu sehen (Fig. 10). Zum Schluß sei noch auf eine Querschnittserie eines Antheridiums hingewiesen, bei welcher die Wandzellen und das Innere des Antheridiums sichtbar sind (Fig. 11—16).

Im Gegensatz zu den deutlich erkennbaren, emporgestreckten Antheridien von Equisetum limosum steht die bei Equisetum variegatum auftretende Form, bei der die Ausbildung eines „Krönchens" unterbleibt. Die Antheridien sind nur wenig vorgewölbt und liegen meist in Mulden oder seltener an der Peripherie des Prothalliums. Bevor die Antheriden ihre Reife erreicht haben, wachsen einzelne Zellen in ihrer Nähe zu kleinen Höckern oder Lappen aus (Tafel VI 4 und 5). Diese Wachstumsart scheint mir zum Fehlen des „Krönchens" in Beziehung zu stehen. Bei Benetzung mit Wasser ist nämlich die Bildung eines Tropfens auf der rundlichen Oberfläche des Antheridiums erschwert, wenn nicht unmöglich. Bei Equisetum limosum haben die zurückgeschlagenen Deckelzellen die Funktion, das Wasser festzuhalten. Bei Equisetum

variegatum geschiet dies durch die den Antheridien benachbarten Lappen. Diese können nicht nur als reine Assimilationsorgane betrachtet werden, obwohl sie reich mit Chloroplasten versehen sind. Ihre Größe bleibt beträchtlich hinter der der anderen zurück und es fehlt ihnen auch die sonst vorherrschende tellerförmige Ausbildung. Noch abweichender ist der Bau der Deckelzellen. In der Mehrzahl der Fälle sind nur zwei vorhanden, welche bei der Reife und nach Benetzung mit Wasser auseinanderquellen und durch den gebildeten Spalt die Spermatozoiden ausschlüpfen lassen (Fig. 1—5). Bei Prothallien, welche eine mehr fadenförmige Gestalt besitzen, liegen die Antheridien an der Peripherie des Thallus und die nebenliegenden Höcker werden nicht ausgebildet (Fig. 1—3). Doch ist dies nur dann der Fall, wenn der Lappen des Prothalliums flach dem Substrat aufliegt und von diesem aus leichter mit Wasser benetzt werden kann, als die aufrecht stehenden Lappen im anderen Falle. Ich habe oft beobachtet, daß beim Benetzen mit Wasser in der durch die kleinen Lappen gebildeten Mulde ein Tropfen festgehalten wurde, in den durch eine spaltförmige Oeffnung zwischen den beiden Deckelzellen des Antheridiums die Spermatozoiden ins Wasser gelangten. Es bestehen also wesentliche Unterschiede im Bau der Antheridien bei beiden Arten.

Die Archegonien werden zugleich mit den Initialzellen der Assimilationslappen am Rande des meristematischen Gewebes angelegt und durch das Wachstum der anstoßenden Zellen zur Zeit ihrer Reife über die Oberfläche des Thallus emporgehoben, auf der sie, überwölbt von großen Lappen, stehen. Die jungen Archegonien sind an den vier, in Form einer Halbkugel vorragenden Halszellen, in älteren Stadien an dem langgestreckten Hals leicht kenntlich. Beide Arten unterscheiden sich wesentlich in der Größe ihrer Halszellen. Bei Equisetum limosum bieten die weit zurückgeschlagenen, sehr langen obersten Halszellen das Bild eines „vierarmigen Ankers" (Mikroaufnahme III). Ihre Länge beträgt durchschnittlich 180—200 u, während diejenigen von Equisetum

variegatum nur 60—80 μ lang sind. Auffallend ist fernerhin, daß bei beiden Arten nur drei der obersten Halszellen voll ausgewachsen sind, während die vierte offensichtlich im Wachstum zurückbleibt. Eine Aufsicht auf ein Prothalliumstück von Equisetum limosum mit jungen (ar), einem reifen Archegon und Assimilations- und Schutzlappen (l) stellt Fig. 5 auf Tafel IV dar. Die langgestreckten Halszellen sind in Fig. 6 deutlich sichtbar. Im Gegensatz hierzu besitzen die Archegonien von Equisetum variegatum eine gedrungenere Gestalt und stehen noch mehr im Schutze der Lappen. Die Halszellen ragen nur wenig über die Meristemfläche hinaus (Fig. 6 Tafel VI). Auch sind die Halszellen nach ihrem Auseinanderweichen kaum zurückgekrümmt. Das Ganze bietet von oben gesehen das Bild eines der Thallusfläche aufliegenden vierstrahligen Sterns (Fig. 9).

Die Anlage des Archegoniums erfolgt in der Weise, daß eine besonders inhaltreiche Meristemzelle durch eine perikline Wand in Hals- und Inhaltzelle geteilt wird (Tafel VII Fig. 1). Jene beginnt sich vorzuwölben und wird durch Antikline in vier Zellen zerlegt. Gleichzeitig tritt in der inneren Zelle durch eine perikline Wand die Abtrennung der Mutterzelle der Halskanalzellen ein (Fig. 2). Durch eine parallel oder wenig schräg zur Archegonachse verlaufenden Wand erfolgt eine Teilung der Mutterzellen der Halskanalzellen in zwei in der Richtung der Archegonachse gestreckte Zellen. Diese füllen den Kanal der sich immer mehr nach außen vorwölbenden und durch perikline Wände teilenden Halses aus. Schließlich teilt sich die Zentralzelle durch eine antikline Wand in Bauchkanal- und Eizelle (Fig. 3). Eine Ansicht eines reifen Archegoniums, bei dem der oberste Kranz der Halszellen abgefallen, die Halskanalzellen und die Bauchkanalzelle verschwunden sind, gibt Fig. 4 wieder. Nur die Eizelle ist noch sichtbar. Bei den nächsten Schnitten (Fig. 5—12) quer durch ein Archegonium lassen sich nacheinander Halszellen, Halskanalzellen, Bauchkanal- und Eizelle verfolgen.

Die Entwicklung der Archegonien geht bei beiden Arten demnach

so vor sich, wie Buchtien (1887) angegeben hat. Hervorzuheben wäre die gedrungenere Form des Archegoniums bei Equisetum variegatum, die außergewöhnliche Länge der Halszellen bei Equisetum limosum und bei beiden Arten die geringere Größe einer der vier endständigen Halszellen.

II. Entwicklung des Sporophyten.

Bevor ich auf die Einzelheiten der Entwicklung eingehe, will ich als Ergänzung zu den technischen Erörterungen eine Darstellung der Methode einfügen, nach der die Embryonen am besten erhalten und beobachtet werden können.

Wie oben beschrieben, pflanzte ich besonders kräftige Exemplare in ausreichenden Zwischenräumen auf nährsalzreiche Substrate um. Die Pflanzen erzeugten nach einiger Zeit zahlreiche Archegonien und Antheridien. Durch Benetzen mit Wasser war leicht eine Befruchtung herbeizuführen. In den meisten Fällen entwickelten sich an einem Prothallium 1—2, selten mehr Sporophyten. Oft konnte ich die Beobachtung machen, daß befruchtete Archegonien samt den in ihnen enthaltenen kleinen Embryonen vertrockneten, wenn schon ein Embryo in demselben Prothallium etwas weiter in der Entwicklung fortgeschritten war.

Die Entwicklung eines Embryo wird zuerst durch deutliche Anschwellung des Gewebes zwischen den Lappen sichtbar. Die vertrockneten Halszellen des Archegoniums werden abgeworfen und bald wird die Oberfläche des Thallus von dem Embryo durchbrochen. Durch Schrägstellung des Substrates ließ sich eine Beobachtung des Sporophyten von der Seite ermöglichen, der in verschiedenen Stadien skizziert wurde (Tafel VIII). Den kegelförmigen Scheitel umhüllen die Blattscheiden, welche je nach Art in zwei oder drei Zähne geteilt waren. Zwischen

ihnen wuchs der junge Sproß empor. Die erste über der Prothalliumoberfläche sichtbare Blattscheide blieb meist ungezähnt und umgab als eine Art Ringwall das junge Stämmchen (Tafel VIII Fig. 1). Die beiden untersuchten Arten ließen sich leicht dadurch unterscheiden, daß Equisetum variegatum zweizähnige, Equisetum limosum dreizähnige Blattscheiden besaß. Außerdem trat ein Unterschied im Habitus des Sporophyten deutlich hervor. Der von Equisetum limosum war von erheblicher Dicke und gedrungener Form, während derjenige von Equisetum variegatum ein dünnes Stämmchen ausbildete. Bald nach dem Stammscheitel hatte auch die Wurzel das Prothallium durchstoßen und war in das Substrat eingedrungen. Hatte das Prothallium schon bald nach der Befruchtung sein Wachstum eingestellt, so begann es jetzt langsam abzusterben. Der junge Sporophyt war jetzt in der Lage, seine Ernährung selbständig zu übernehmen. Die erste Wurzel ging nach Ausbildung einer Seitenwurzel bald ein. Am Sproß bildeten sich Seitenzweige — allerdings nur in seltenen Fällen —, welche die Basis der Blattscheiden durchbrachen und denselben Habitus wie der Stamm zeigten. Aus der untersten Blattscheide sah ich einen Seitensproß nicht austreten, obwohl Anlagen vorhanden waren.

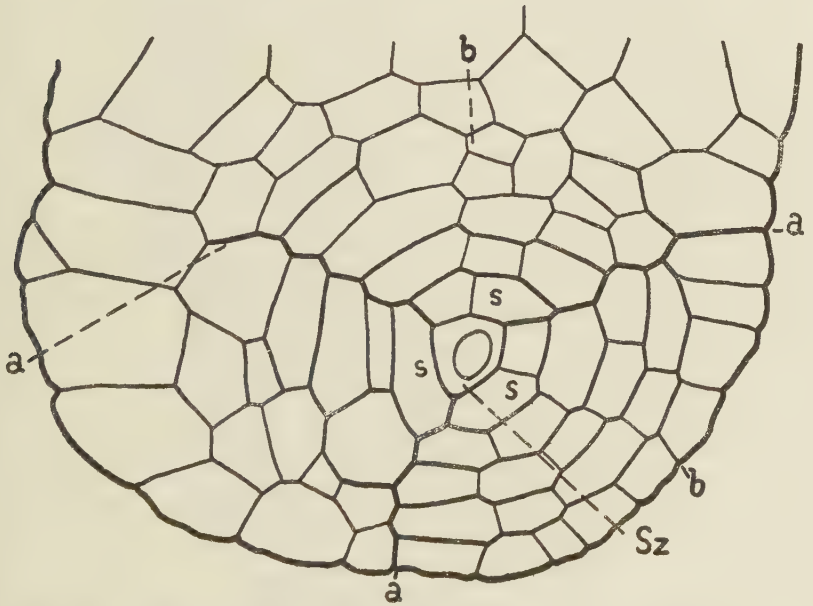
Vertrockneten die befruchteten Archegonien samt den von ihnen umschlossenen Embryonen, so besaß das Prothallium noch die Fähigkeit, aus dem Meristem neue Lappen mit Antheridien hervorzubringen.

Die Mikroaufnahmen sind von Spiritusmaterial hergestellt und zeigen in Bild 4 einen Sporophyten von Equisetum limosum, dessen Scheitel das Prothalliumgewebe durchbrochen hat und dessen Wurzel sich noch im Anlagestadium befindet. Die Wurzel ist positiv geotropisch, der Scheitel negativ geotropisch und positiv heliotropisch. Häufig werden durch ungünstige Lage des Prothalliums starke Krümmungen der Organe des Sporophyten bedingt (Fig. 6). Der kegelförmige Vegetationspunkt ist auf der folgenden Aufnahme durch die Blattscheide hindurch sicht-

bar (Fig. 7). Eine noch bessere Anschauung von der dreizähnigen Blattscheide vermittelt Bild 8. Von den Objekten sind die Assimilationslappen zum Teil wegpräpariert worden, um eine bessere Ansicht des Sporophyten zu erreichen.

Ueber die Entwicklung der Embryonen von Equisetum arvense sind von Sadebeck (1881) Untersuchungen angestellt worden, deren Ergebnisse auch auf die Entwicklung der Embryonen von Equisetum limosum und Equisetum variegatum übertragen werden können. Meine Beobachtungen stimmen mit denen von Mäckel (1924) darin überein, daß eine Unterscheidung der unmittelbar nach der Basalwand entstehenden beiden Wände, von Sadebeck Transversal- und Medianwand genannt, sich nicht durchführen läßt. Bis zum Oktantenstadium kann man die Entwicklung leicht verfolgen. Sicher ist, daß die erste in der befruchteten Eizelle auftretende Wand die Archegonachse durchsetzt und daß durch sie der Embryo in zwei ungefähr gleichgroße Teile zerlegt wird. Diese Wand wird in der älteren Literatur als Basalwand, der obere Teil des Embryo als epibasale, der untere als hypobasale Hälfte bezeichnet. Die zweite Teilungswand steht senkrecht auf der Basalwand. Fig. 5 auf Tafel IX stellt eine Abbildung eines vierzelligen Embryo dar, dessen Basalwand in der Ebene des Schnittes liegt. Durch Wände senkrecht zu den beiden ersten tritt der Embryo in das Oktantenstadium ein (Fig. 7). Die weiteren Wandbildungen erfolgen nicht mehr nach bestimmten Regeln. In einem Oktanten der epibasalen Hälfte des Embryo entsteht die dreischneidige Scheitelzelle des Stammes. Während das Wachstum dieses Oktanten gefördert wird, bleiben die anderen anfangs im Wachstum zurück. Später bilden sie zusammen mit der Basis des Scheitelzelloktanten den ersten Blattgrund. Die folgenden Blätter entstehen am Stamm und treten an ihm in jugendlichem Zustande als schwache Ringwülste hervor. Infolge stärkeren Wachstums umhüllen die Blattscheiden, die je nach der Art am Rande zwei oder drei Zähne tragen, bald den kegelförmigen Scheitel. Nach Anlage der zweiten oder dritten

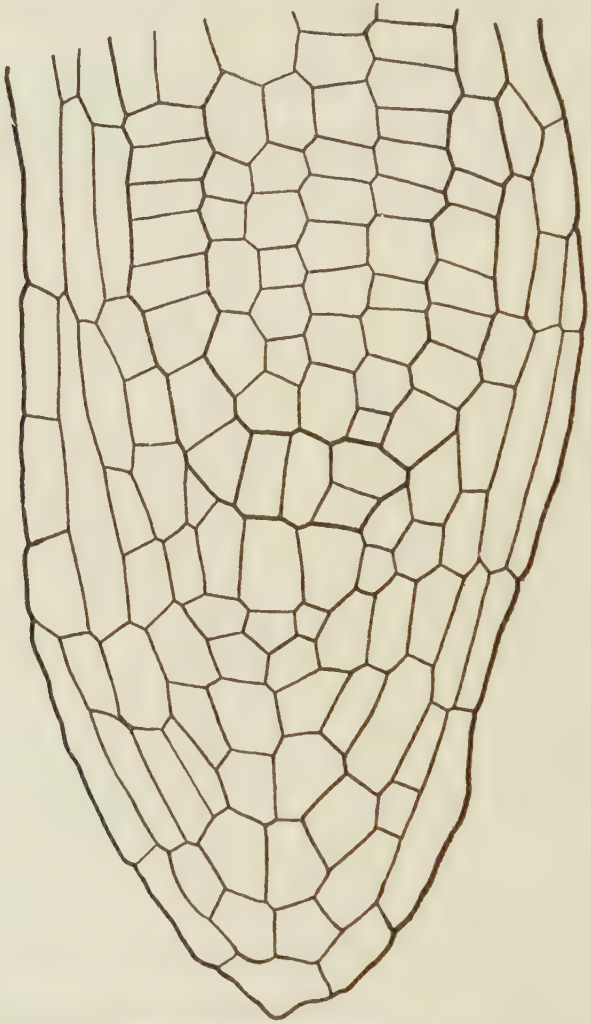
Blattscheide durchbricht der Embryo das Prothalliumgewebe. Wenig später erfolgt auch der Durchbruch der positiv geotropischen Wurzel. Bis zu diesem Zeitpunkt obliegt die Ernährung des Embryo allein dem Fuß, welcher aus dem epithelartig den Embryo umhüllenden Prothalliumzellen die Nährstoffe aufnimmt. Beide Organe, Wurzel und Fuß, entstehen in der hypobasalen Hälfte des Embryo. Zwei Oktanten, später auch der dritte, anfangs schwächer wachsende Oktant bilden den Fuß. Dieser bleibt jedoch nur bis zur Aufnahme der Wurzeltätigkeit und dem zu diesem Zeitpunkt eintretenden Absterben des Prothalliums funktionsfähig.



Textzeichnung 1. Equisetum limosum. Querschnitt durch eine Wurzel. Sz = Scheitelzelle. s = Segmente. a = Hauptsegmentwände. b = Sextantenwände. Vergr. 333

Der vierte Oktant, der dem Stammoktanten polar entgegengesetzt liegt, geht zur Bildung der Wurzel über, die mit vierschneidiger Scheitelzelle wächst. Die Scheitelzelle der Wurzel stellt eine dreiseitige Kugelpyramide dar, deren zur Wurzelspitze hin gewölbte Fläche im Querschnitt dem Bild eines sphärischen Dreiecks gleicht. Die Segmentierung in der Scheitelzelle erfolgt durch Wände parallel ihren Außenwänden.

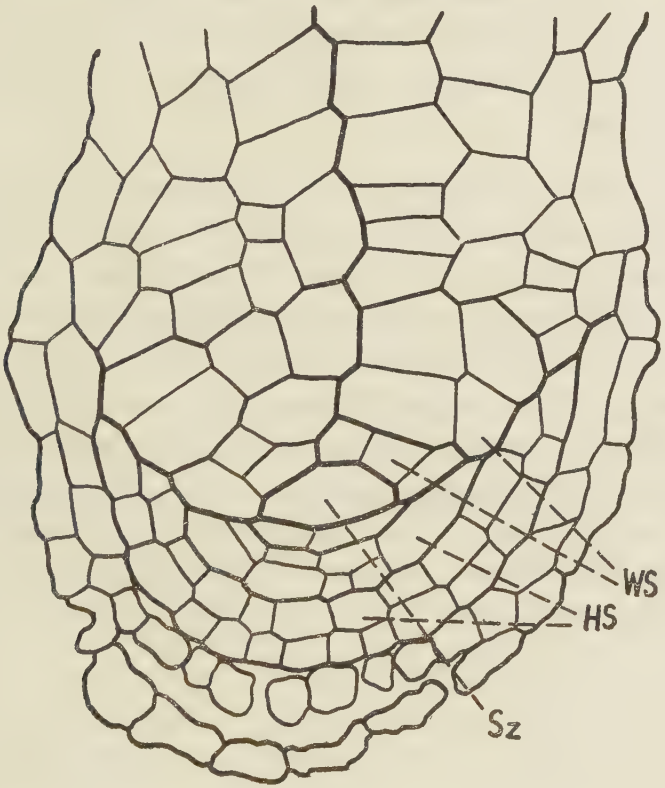
Nach Bildung von drei Segmenten in einem bestimmten Umlaufsinne nach der Wurzelbasis zu, wird durch eine Perikline eine Kappenzelle nach der Wurzelspitze zu abgeschnitten. Diese baut unter Teilung



Textzeichnung 2. Equisetum limosum. Längsschnitt einer Wurzel. Vergr. 333

mehrere Wurzelhaubenschichten auf. Der eben geschilderte Vorgang wiederholt sich. Die an der Peripherie liegenden Zellen sterben bald ab und werden durch Bildung neuer Kappenzellen der Wurzelhaube

von der Scheitelzelle aus ergänzt. Die Reihenfolge der Segmente läßt sich aus dem in Textzeichnung 1 dargestellten Querschnitt durch eine Embryowurzel entnehmen. Zwischen die Hauptwände der Segmente werden die Sextantenwände in ziemlich gleichen Abständen eingeschaltet. Die Struktur der Wurzelhaube geht aus Textzeichnung 2 hervor,



Textzeichnung 3. Equitum limosum. Längsschnitt durch eine Wurzel. Sz = Scheitelle. HS = Wurzelhaubensegmente. WS = Wurzelkörpersegmente. Vergr. 333.

in der die Hauptsegmentwände hervorgehoben sind. Eine bessere Uebersicht über die Scheitelzelle und über Wurzelkörper und Wurzelhaube bietet Textzeichnung 3, die einen Längsschnitt darstellt. Von den Wurzelkörpersegmenten sind sechs, von der Haube vier Segmente getroffen.

Eine Querschnittserie durch einen 14zelligen Embryo stellen die Abb. 1—4 auf Tafel IX dar. Die Anlage der ersten Blattscheide um den Sproß und die Anfänge der Wurzelbildung sind aus dem Längsschnitt durch einen älteren Embryo ersichtlich (Fig. 6). Ein Beispiel zur Veranschaulichung der Wurzelanlage und der in diesen Schnitten deutlich hervortretenden Ringwallanlage der Blattscheide mögen die Fig. 8—13 geben, bei denen die große Scheitelzelle der Wurzel deutlich hervortritt. Wie unregelmäßig die Zellteilungen im Embryo erfolgen, illustriert Tafel X.

Einheitlichkeit in der Embryonalentwicklung besteht nur insofern, als überall ein Oktantenstadium durchlaufen wird. Die erste Wand verläuft mehr oder minder quer zur Archegonachse. Das folgende Wandpaar, das die Quadranten bildet, und die vier oktantenbildenden Wände haben keine gesetzmäßige Lage zur Prothalliummediane. Der Stamm und die Blätter gehen aus der epibasalen, die Wurzel und der Fuß aus der hypobasalen Hälfte des Embryo hervor. Die jungen Sporophyten erzeugen bald Seitenknospen, welche zu neuen, stärkeren Sprossen auswachsen, bei denen erst die Normalzahl der Blätter erreicht wird und die charakteristischen Merkmale der Art hervortreten.

D. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die Prothallien von Equisetum limosum Willd. und Equisetum variegatum Schleich. ließen sich auf Agar-Agar-Nährböden kultivieren und erzeugten Antheridien, Archegonien und Sporophyten.

2. Die Entwicklung von der Spore bis zur Geschlechtsreife des Prothalliums konnte an ein und demselben Objekt verfolgt werden.

3. Das Wachstum der Prothallien zeigte anfangs keine Gesetzmäßigkeit. Es entstanden Zellfäden oder Zellflächen, die später in Zellkörper übergingen, ohne daß dabei eine Scheitelzelle tätig war.

4. Die Prothallien waren monözisch. Das Vorkommen nur Antheridien tragender Exemplare, die häufig gefunden wurden, ist auf ungünstige Bedingungen zurückzuführen.

5. Die in längerer Kultur erhaltenen großen Prothallien glichen den im Freien vorkommenden.

6. Die Schachtelhalmprothallien, hauptsächlich die von Equisetum limo-

sum, bildeten bei schlechten Ernährungsbedingungen Knöllchen, welche auf gutem Nährboden wieder normale Prothallien zu bilden vermochten.

7. Die Prothallien von Equisetum variegatum unterschieden sich von denen von Equisetum limosum durch ihren zierlicheren Bau und weitgehende Verzweigung durch aufwärts gerichtete, oben tellerartig verbreiterte Lappen.

8. Die Antheridien waren bei beiden Arten verschieden. Equisetum limosum besaß emporgehobene, am Ende der Lappen stehende Antheridien, welche sich mit 6—8 Deckelzellen in Gestalt eines „Krönchens" öffneten. Bei Equisetum variegatum lagen die Antheridien in der Thallusoberfläche und wurden von kleinen Lappen umgeben. Sie öffneten sich durch einen Spalt zwischen zwei Deckelzellen.

9. Die Archegonien bildeten bei Equisetum limosum langgestreckte Halszellen aus, von denen die endständigen sich beim Oeffnen weit zurückbogen. Der Hals bot dann das Bild eines vierarmigen Ankers. Dagegen waren bei Equisetum variegatum nur die obersten, ziemlich kurzen Halszellen des Archegoniums über der Thallusfläche sichtbar. Bei beiden Arten trat im Laufe der Entwicklung eine der endständigen Halszellen in der Größe hinter den anderen zurück.

10. Die Embryonen durchliefen ein Oktantenstadium. Aus der epibasalen Hälfte des Embryo entwickelten sich Stamm und Blätter, aus der hypobasalen Wurzel und Fuß. Die Anlage von Seitenknospen innerhalb der Blattscheiden setzte schon frühzeitig ein.

11. Die Sporophyten der beiden Arten unterschieden sich im Habitus. Der Sporophyt von Equisetum limosum war ziemlich dick und mit dreizähnigen Blattscheiden versehen. Equisetum variegatum besaß einen schlanken, aus langen Internodien bestehenden Spross mit zweizähnigen Blattscheiden.

Vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Marburg angefertigt.

Meinem hochverehrten Lehrer,

Herrn Prof. Dr. P. Claußen

sage ich ehrerbietigen Dank für das rege Interesse, das er jederzeit an meinen Studien genommen hat.

Herrn Prof. Dr. K. Brand
und seinem Assistenten,
Herrn Dr. Strache,

darf ich für die freundliche Unterstützung bei der Bestimmung der Wasserstoffionenkonzentration meinen ergebenen Dank aussprechen.

Literaturverzeichnis.

1911. Allen, R. F.: Studies in Spermatogenesis and Apogamie in Ferns. Transac. Wiscons. Acad. Sci. **17,** 1—56, 1911.

1881. Bary de, A.: Notiz über die Elateren von Equisetum. Bot. Zeitung 1881, 782.

1909. Beer, R.: The development of the spores of Equisetum. New Phytologist **8,** 261—266, 1909.

1853. Bischoff, G. W.: Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der Equiseten. Bot. Zeit. 1853, 97—109.

1889. Belajeff, W.: Ueber Bau und Entwicklung der Spermatozoiden bei den Gefäßcryptogamen. Ber. d. D. Bot. Gesellsch. **7,** 120—125, 1889.

1897. Belajeff, W.: Ueber die Spermatogenese bei den Schachtelhalmen. Ber. d. D. Bot. Gesellsch. **15,** 339—342, 1897.

1898. Belajeff, W.: Ueber die Zilienbildner in den spermatogenen Zellen. Ber. d. D. Bot. Gesellsch. **16,** 140—144, 1898.

1899. Belajeff, W.: Ueber die Centrosome in den spermatogenen Zellen. Ber. d. D. Bot. Gesellsch. **17,** 199—205, 1899.

1887. Buchtien, O.: Entwicklungsgeschichte des Prothallium von Equisetum. Bibliotheca Botanica **8,** Kassel 1887.

1887. Campbell, D. H.: Zur Entwicklungsgeschichte der Spermatozoiden. Ber. d. D. Bot. Gesellsch. **5,** 120—127, 1887.

1918. Campbell, D. H.: The Structure and development of mosses and Ferns. New York 1918.

1928. Campbell, D. H.: The Embryo of Equisetum debile. Annales of Botany **42**, 717—728, 1928.

1928. Correns, C.: Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei den höheren Pflanzen. Handbuch der Vererbungswissenschaften 1928, 2.

1855. Cramer, C.: Längenwachstum bei Equisetum arvense und Equisetum silvaticum. Pflanzenphysiol. Unters. von Nägeli und Cramer, **3**, 21—32. Zürich 1855.

1927. Döpp, W.: Untersuchungen über die Entwicklung von Prothallien einheimischer Polypodiaceen. Pflanzenforschung, herausgeg. v. Kolkwitz, **8**. Jena 1927.

1864. Duval-Jouve: Histoire naturelle des Equisetum de France. Straßburg 1864.

1876. Famintzin, A.: Knospenbildung bei Equisetum. Mélanges biologiques tirés du bullétin de l'Acad. impér. de St. Petersbourg, **9**, 573 ff.

1898. Forest Heald, F.: Condition for the germination of the spores of Bryophytes and Pteridophytes. Botan. Gazette, **26**, 25—45, 1898.

1928. Gistl, R.: Gestalt und Lage der ersten Teilungswand in Sporen von Equisetum in Lösungen verschiedenen osmot. Druckes. Ber. d. D. Bot. Gesellsch. **46**, 254—266. 1928.

1929. Gistl, R.: Die Quellung von Equisetumsporen in Kulturflüssigkeiten verschiedenen osmot. Druckes. Ber. d. D. Bot. Gesellsch. **47**, 401—408. 1929.

1930. Goebel, K. v.: Organographie der Pflanzen. 3. Aufl. Jena 1930. (2. Teil 2. Heft: Pteridophyten.) 1930.

1889. Guignard, L.: Sur les Antherozoides des Marsilia et des Equisétacées. Bulletin de la Soc. bot. de France. **36**, 378—383. 1889.

1803. Hoffmann, D. G. F.: Equisetum pratense. Phytogr. Blätter, Göttingen 1803.

1851. Hofmeister, W.: Vergleichende Untersuchungen höherer Crypotgamen. 89—102. Leipzig. 1851.

1852. Hofmeister, W.: Ueber die Keimung der Equisetaceen. Flora, **25**, 385—388. Regensburg 1852.

1863. Hofmeister, W.: Ueber die Entwicklung der Sporen von Equisetum. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. **3**, 283—291. 1863.

1904. Ikeno, S.: Blepharoplasten im Pflanzenreich. Biolog. Zentralbl. **24**, 211—221. 1904.

1872. Janczewski, E.: Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Archegoniums. Bot. Zeit. 1872, 419.

1899. Jeffrey, E. C.: The development, structure and affinities of the genus Equisetum. Mem. of Boston Society of Natural History, **5,** 155—199. Boston. 1899.

1914. Kashyap, S. R.: The structure and development of the prothallus of Equisetum debile. Annals of Botany **28,** 163—181. 1914.

1917. Kashyap, S. R.: Notes on Equisetum debile. Annals of Bot. **31,** 439—445. 1917.

1896. Kny, L.: Einfluß von Druck und Zug auf die Richtung der Scheidewand .... Berichte der D. Bot. Gesellsch. **14,** 387—391. 1896.

1884. Leitgeb, H.: Ueber Bau und Entwicklung der Sporenhäute. Graz. 1884.

1905. Lidforß, B.: Ueber die Chemotaxis der Equisetumspermatozoiden. Ber. d. D. Bot. Gesellsch. **23,** 314—316. 1905.

1911. Ludwigs, K.: Untersuchungen zur Biologie der Equiseten. Flora, **103,** 385—440. 1911.

1924. Mäckel, H. G.: Zur Kenntnis der späteren Entwicklungsstadien der Prothallien von Equisetum arvense. Repertorium specierum novarum regni vegetabilis. Beiheft 28. 1924.

1850. Milde, J.: De sporarum Equisetorum germinatione. Inaugural-Dissertation. Breslau 1850.

1852. Milde, J.: Das Auftreten der Archegonien am Vorkeime von Equisetum telmateja. Flora **32,** 497—500. 1852.

1852. Milde, J.: Beiträge zur Kenntnis der Equiseten. Nova acta acad. caes. Leop. Carol. **23,** 557—612. Breslau und Bonn 1852.

1852. Milde, J.: Zur Entwicklungsgeschichte der Equiseten und Rhizokarpen. Nova acta acad. caes. Leop. Carol. **23,** 614—646. 1852.

1854. Milde, J.: Index Equisetorum. Verhandl. d. Zool.-botan. Gesellsch. **14,** 393 ff. Wien 1864.

1865. Milde, J.: Index Equisetorum. Nachtrag. Verhandl. d. zool.-botan. Gesellsch. **15,** 909 ff. Wien 1865.

1867. Milde J.: Monographia Equisetorum. Nova acta acad. caes. Leop. Carol. **24,** 2 ff. 1867.

1888. Müller, C.: Ueber den Bau der Equisetumscheiden. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. **19,** 497—579. 1888.

1924. Nienburg, W.: Die Wirkungen des Lichtes auf die Keimung der Equisetensporen. Ber. d. D. Bot. Gesellsch. **42,** 95—99. 1924.

1913. Nishida, G.: Untersuchungen über die Wasserausscheidung von Equisetum. The bot. Magaz. **27,** 170—172. Tokio 1913.

1897. Osterhout, W. J. V.: Ueber die Entstehung der karyokinetischen Spindel bei Equisetum. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. **30,** 159 bis 168. 1897.

1911. Perrin, G.: Sur les prothalles d'Equisetum. Comp. rend. de l'acad. **153,** 197—199. Paris 1911.

1853. Pringsheim, K.: Notiz über die Schleuderer von Equisetum. Bot. Zeit. 1853. 241—244. 1853.

1912. Pulle, A.: Equisetacae. Nova Guinea **8,** Bot. Lieferung 4, 619 ff. 1912.

1867. Roze, E.: Les anthérozoides des cryptogames. Ann. des sciences. natur. Bot. **15,** 95—99. 1867.

1873. Russow, E.: Memoires de l'académie imper. des sciences. **19,** 140. St. Petersbourg. 1873.

1875. Sadebeck, R.: Die Antheridienentwicklung der Schachtelhalme. Sitzungsber. d. Gesellsch. naturforsch. Freunde. Berlin 1875.

1877. Sadebeck, R.: Der Embryo von Equisetum. Bot. Zeit. **35,** 44—46. 1877.

1878. Sadebeck, R.: Die Entwicklung des Keimes der Schachtelhalme. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. **11,** 575—602. 1878.

1880. Sadebeck, R.: Kritische Aphorismen über die Entwicklungsgeschichte der Gefäßcryptogamen. Bot. Zeit. 1880, 93—95 und 103 bis 107. 1880.

1881. Sadebeck, R.: Die Gefäßcryptogamen. Schenks Handb. der Bot. 147—326. Breslau 1881.

1900. Sadebeck, R.: Equisetaceae. Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. I, 4: 520—548. 1900.

1856. Sanio, C.: Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung der Sporen von Equisetum palustre. Bot. Zeit. 1856, 177—185 und 193—200. 1856.

1893. Schottländer, P.: Beiträge zur Kenntnis des Zellkerns und der Sexualzellen bei den Cryptogamen. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, **6,** 267—304. 1893.

1928. Schratz, E.: Untersuchungen über die Geschlechtsverteilung bei Equisetum arvense. Biol. Zentralbl. **48,** 617—639. 1928.

1902. Schulz, N.: Ueber die Einwirkungen des Lichts auf die Keimfähigkeit der Moose, Farne und Schachtelhalme. Beitr. z. Bot. Zentralbl. **11,** 81—97. 1902.

1928. Sethi, M. L.: Contributions to the Life-history of Equisetum debile. Annals of Botany **42,** 729—739. 1928.

1912. Sharp, L. W.: Spermatogenesis in Equisetum. Bot. Gazette, **54,** 89—118. 1912.

1911. Shibata, K.: Ueber die Chemotaxis der Pteridophyten-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Bot. **49,** 1—60. 1911.

1885. Stahl, E.: Einfluß der Beleuchtungsrichtung auf die Teilung der Equisetensporen. Ber. d. D. Bot. Gesellsch. **3,** 334—340. 1885.

1929. Stephan, J.: Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an einigen Farnen. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. **70,** 707—741. 1929.

1849. Thuret, G.: Notes sur les autheridies des Fougères. Ann. des scien ces natur. III. Série, **11,** 1—12. 1849.

1851. Thuret, G.: Anthéridies des Equisétacées. Ann. des sciences natur. III. Série, **16,** 31—32. 1851.

1877. Tomaschek, A.: Zur Entwicklungsgeschichte von Equisetum. Sitzungsber. d. K. K. Akad. d. Wissensch. **75,** 181—202. Wien 1877.

1921. Walker, E. R.: The gametophytes of Equisetum laevigatum. Botan. Gazette **71,** 378—392. 1921.

1881. Zacharias, E.: Ueber die Spermatozoiden. Bot. Zeit 1881, 827 bis 837 und 846—852. 1881.

Tafelerklärungen.

Sämtliche Figuren wurden mit dem Abbe'schen Zeichenapparat aufgenommen.

Tafel I.

Fig. 1—22 Equisetum variegatum. Entwicklungsgang eines Prothalliums. Nähere Erklärungen im Text. Vergr. 75.

Tafel II.

Fig. 1—24 Equisetum limosum. Entwicklung eines Prothalliums von der Spore bis zur Antheridienentwicklung. a = Antheridien. rh = Rhizoid. Vergr. 75.

Tafel III.

Fig. 1—21 Equisetum limosum. Entwicklungsgang eines Prothalliums. Nähere Erklärungen im Text. Vergr. 75.

Fig. 22 Equisetum limosum. Flächenförmiges Prothallium. Vergr. 75.

Tafel IV.

Fig. 1 Equisetum limosum. Letztes Stadium des Entwicklungsganges auf Tafel III. Vergr. 75.

Fig. 2 Equisetum. a_1 = geöffnetes, a_2 = geschlossenes Antheridium. Vergr. 75.

Fig. 3—4 Equisetum limosum. Thallusstücke mit Antheridien. dz = Deckelzellen. bl = ausgetretener Inhalt auf den Antheridien sitzend. Vergr. 75.

Fig. 5 Equisetum limosum. Thallusstück mit Archegonien (ar.). Vergr. 75.

Fig. 6 Equisetum limosum. Geöffnetes Archegonium. h = zurückgeschlagene Halszellen. Vergr. 75.

Tafel V.

Fig. 1—4 Equisetum limosum. Längsschnittserie durch ein Antheridium. dz = Deckelzellen. sp = spermatogenes Gewebe. Vergr. 333.

Fig. 5—9 Equisetum limosum. Entwicklungsstufen bei der Antheridienbildung. dz = Deckelzellen. sp = spermatogenes Gewebe. w = Wandzellen. Vergr. 333.

Fig. 10 Equisetum limosum. Querschnitt durch ein Antheridium. w = Wandzellen. sp = spermatogenes Gewebe. Vergr. 333.

Fig. 11—16 Equisetum limosum. Querschnittserie durch ein Antheridium. dz = Deckelzellen. w = Wandzellen. sp = spermatogenes Gewebe. Vergr. 333.

Tafel VI.

Fig. 1 Equisetum variegatum. Thallusstück mit Antheridien (a). Vergr. 47.

Fig. 2, 4, 5 Equisetum variegatum. Einzelne Antheridien. dz = Deckelzellen. H = Höcker. bl = Blase mit Spermatozoiden. Sp = Oeffnungsspalt zwischen den Deckelzellen. Vergr. 47.

Fig. 3 Equisetum variegatum. Einzelnes Antheridium. Vergr. 94.

Fig. 6 Equisetum variegatum. Geöffnetes Archegonium (a) zwischen Lappen (1). Vergr. 47.

Fig. 7 Uebersichtsbild eines ganzen Prothalliums.

Fig. 8 Ein Stück desselben in stärkerer Vergrößerung. a = Antheridien. Vergr. 47.

Fig. 9 Equisetum variegatum. Thallusstück mit Archegonien (ar). Vergr. 47.

Tafel VII.

Fig. 1—4 Equisetum limosum. Entwicklungsstufen bei der Archegonbildung. Längsschnitte. D = Deckel. H = Halszelle. Z = Zentralzelle. HK = Halskanalzelle. BK = Bauchkanalzelle. E = Eizelle. A = Assimilationslappen. Vergr. 333.

Fig. 5—11 Equisetum limosum. Querschnittserie durch ein Archegon. H = Halszelle. HK = Halskanalzelle. BK = Bauchkanalzelle. E = Eizelle. Vergr. 333.

Tafel VIII.

Fig. 1—6 Equisetum limosum. Junge Sporophyten in verschiedenen Stadien beobachtet. S = Blattscheide. Bz = Blattzähne. W = Wurzel. Vergr. 14.

Fig. 7 Equisetum variegatum. Junger Sporophyt. Vergr. 7,5.

Tafel IX.

Fig. 1—4 Equisetum limosum. Querschnitte eines Embryo.

Fig. 5 Equisetum limosum. Querschnitt durch einen vierzelligen Embryo.

Fig. 6 Equisetum limosum. Längsschnitt durch einen älteren Embryo. Sz = Scheitelzelle. bl = Blattscheide.

Fig. 7 Equisetum limosum. Längsschnitt durch einen 8zelligen Embryo.

Fig. 8—13 Längsschnittserie durch einen Embryo. Sz = Scheitelzelle. bl = Blätter. W = Wurzel.
Sämtliche Figuren sind 333 mal vergrößert.

Tafel X.

Fig. 1—5 Equisetum limosum. Längsschnittserien verschiedener Em-
Fig. 6—8 bryonen. Sz = Scheitelzellen.
Fig. 9—16 Vergr. 333.

Erklärungen zu den Mikrophotographien.

1. Equisetum limosum. Prothalliumstück mit Antheridien. Vergr. 65.

2. Equisetum limosum. Prothalliumstück mit Antheridien. Vergr. 25.

3. Equisetum limosum. Prothalliumstück mit geöffneten Archegonien. Vergr. 15.

4—7. Equisetum limosum. Prothallien mit Sporophyten. Vergr. 9.

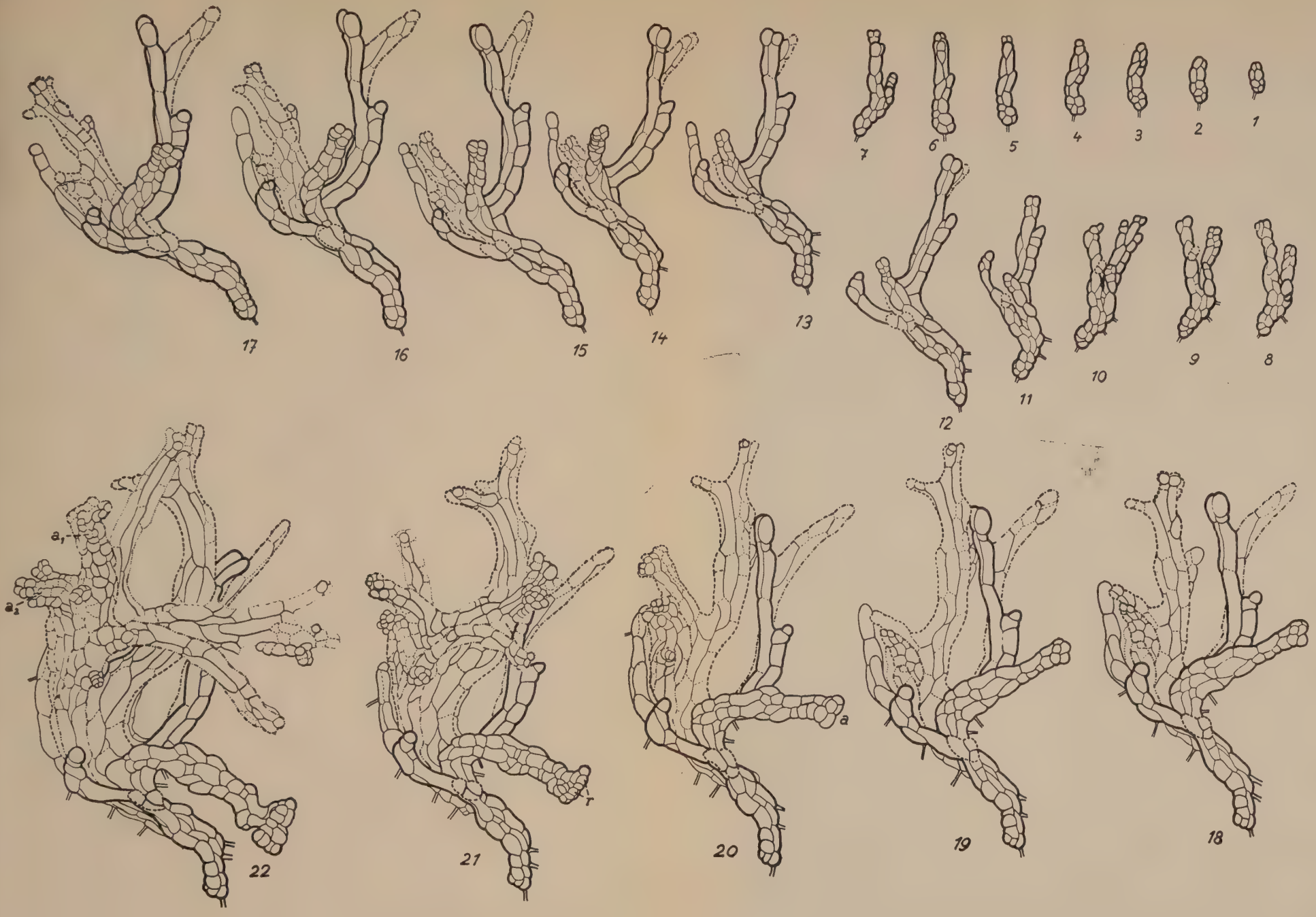
8. Equisetum limosum. Prothallium mit Sporophyten. Vergr. 18.

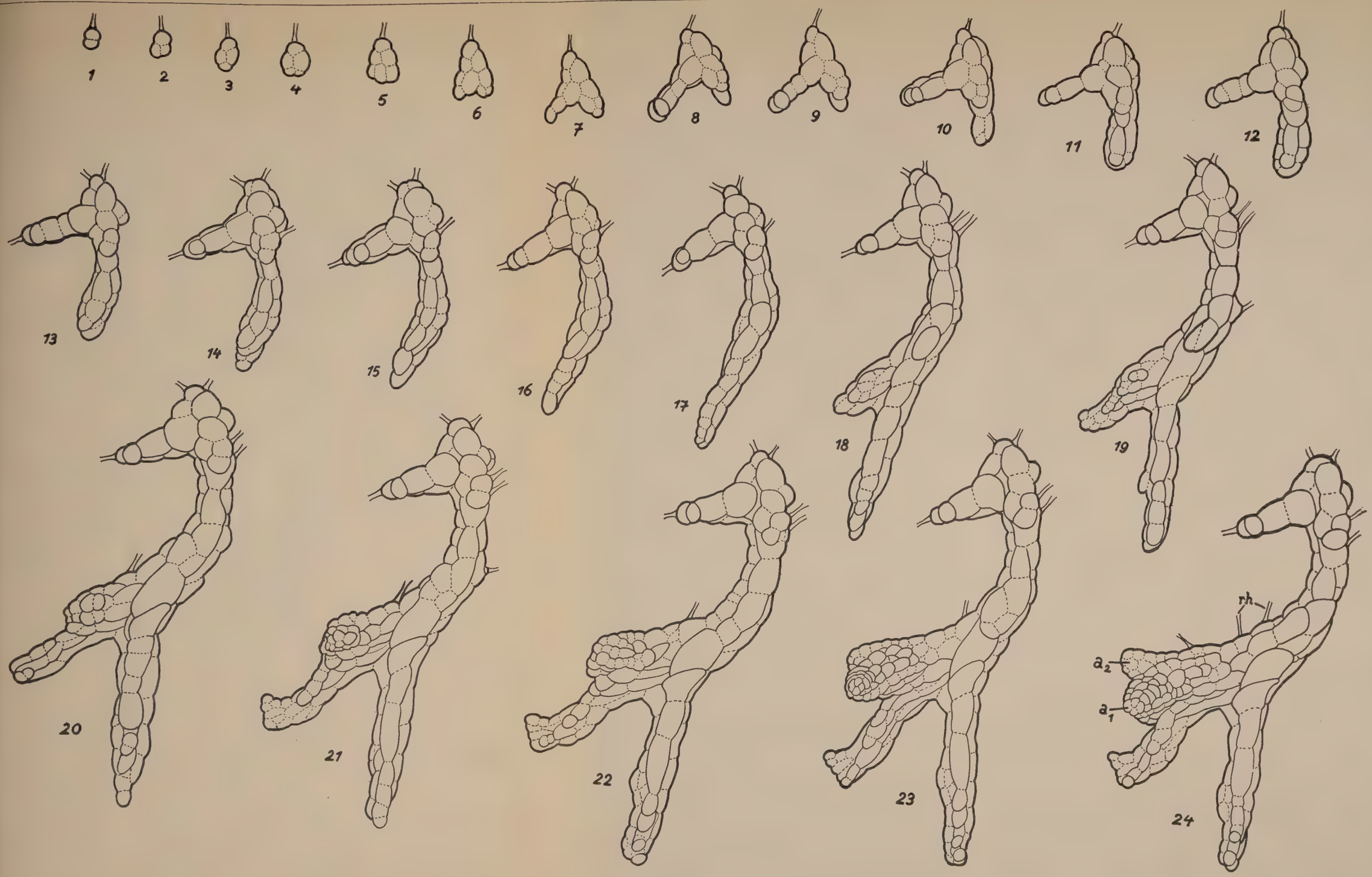
Lebenslauf.

Ich, Wilhelm Werner Ernst Strey, wurde am 18. August 1904 in Templin i. Uckermark geboren. Ich besitze die preußische Staatsangehörigkeit und bin evangelischen Bekenntnisses.

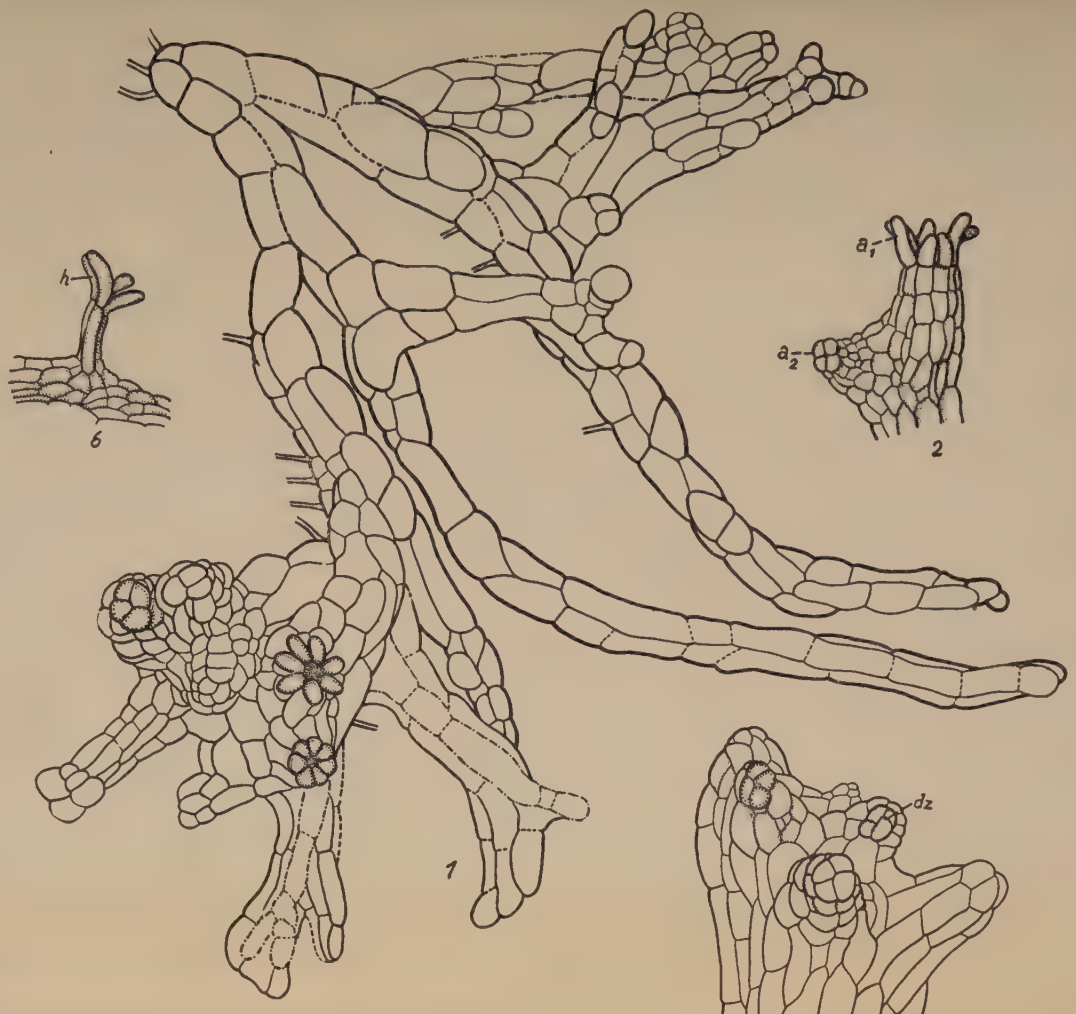
Nach Besuch der höheren Knabenschule in Templin war ich von 1914—1916 auf dem Friedrich-Wilhelm-Gymnasium zu Stettin, siedelte dann nach Angermünde auf das Uckermärkische Realgymnasium über und legte daselbst Ostern 1923 die Reifeprüfung ab. Vom 1. April 1923 bis 1. April 1925 war ich in der Adler-Apotheke zu Bernau bei Berlin als Praktikant tätig und bestand im März 1925 in Potsdam die pharmazeutische Vorprüfung. Nachdem ich in Dresden und Rathenow ein Jahr konditioniert hatte, bezog ich im Sommersemester 1926 die Universität Marburg und studierte Pharmazie. Im Mai 1928 bestand ich das pharmazeutische Staatsexamen. Danach widmete ich mich dem Studium der Botanik und fertigte vorliegende Arbeit an. Das Rigorosum bestand ich am 28. Januar 1931. Seitdem befinde ich mich in der Grünen Apotheke zu Rathenow.

Meine akademischen Lehrer waren: Prof. Dr. P. Claussen, Prof. Dr. M. Nordhausen, Geh. Regierungsrat Prof. Dr. Gadamer †, Prof. Dr. K. Brand, Prof. Dr. C. Schaefer und Geh. Regierungsrat Prof. Dr. Grüneisen.


17
16
15
14
13
7
6
5
4
3
2
1
12
11
10
9
8
a_1
a_2
22
21
a
20
19
18

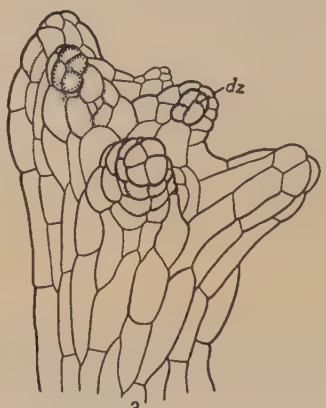

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
rh
a_2
a_1

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
A'
17
B
18
A1
19
a1
a2
a3
B
C
D
A1
20
21
a2
a4
a3
22

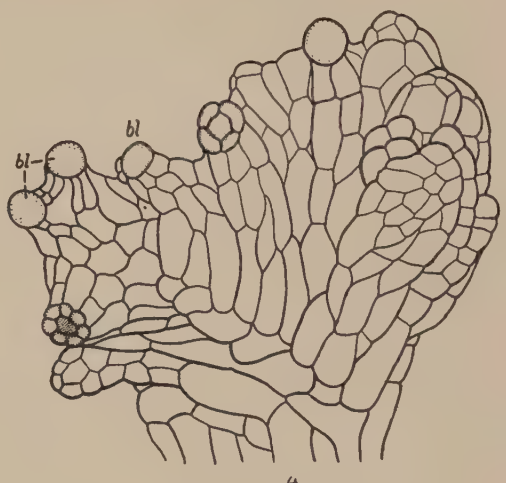


1

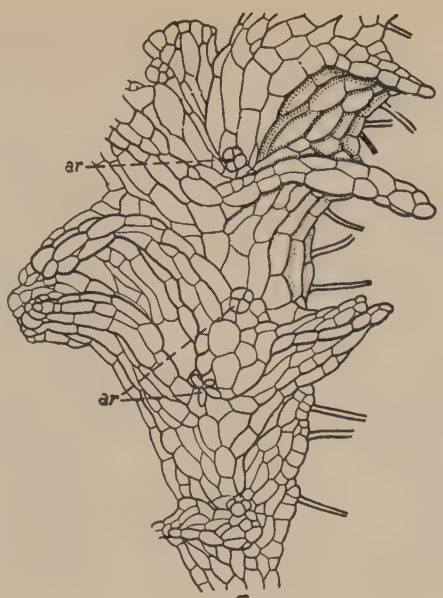
2



3

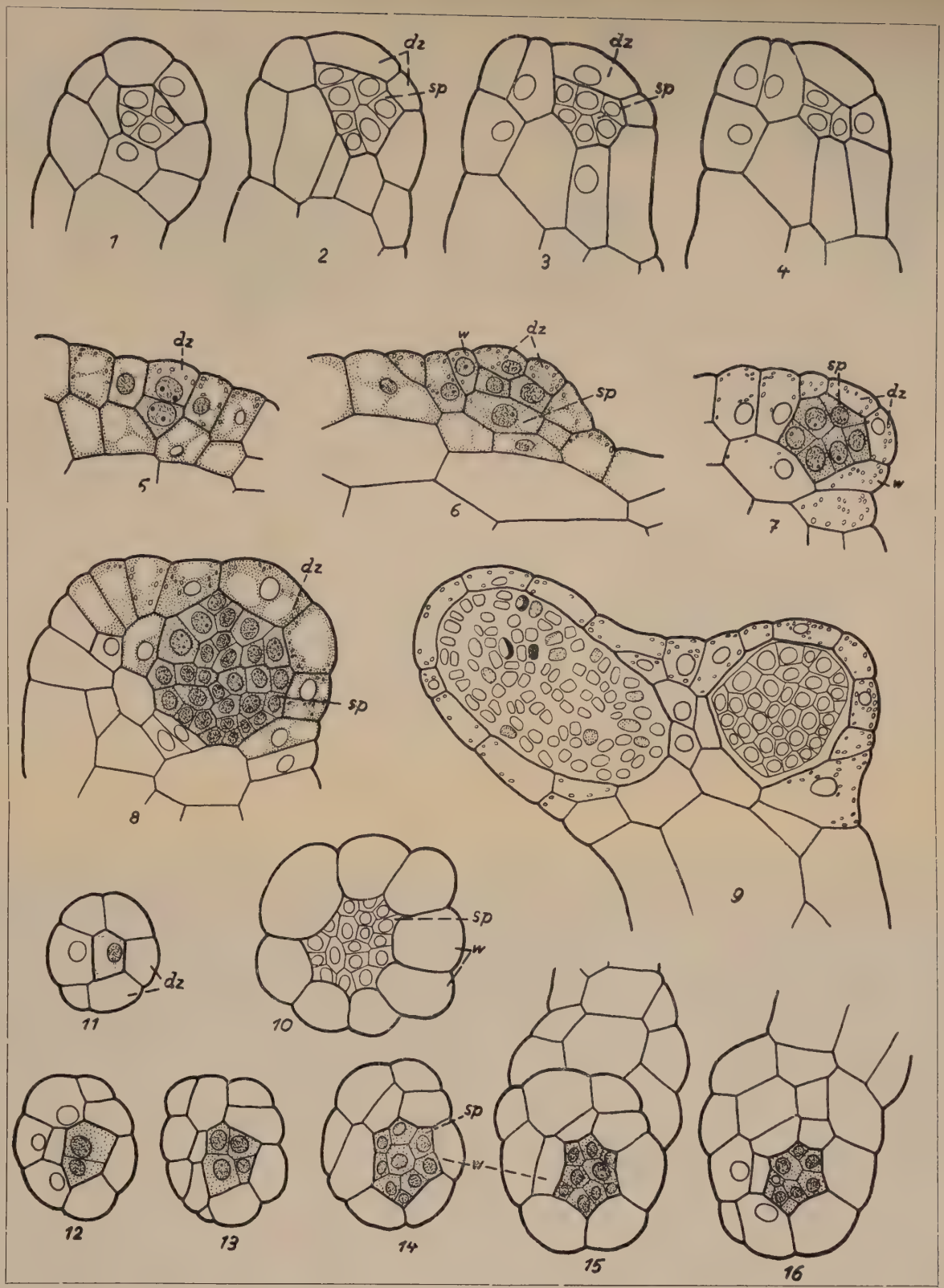


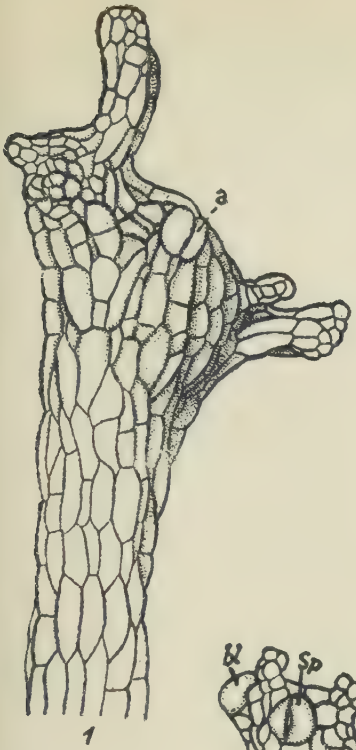
4



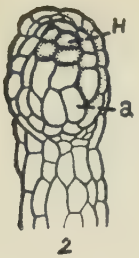
5

6

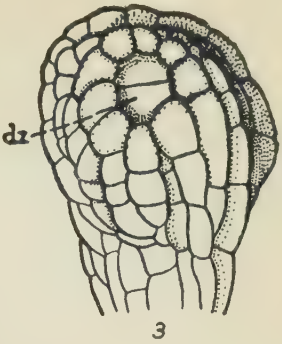

dz
sp
1
2
3
4
w
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16



1



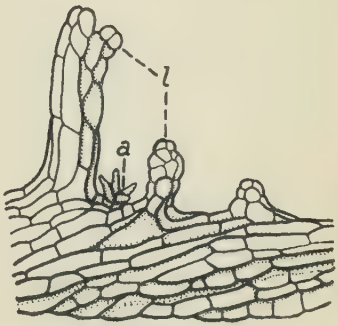
2



3

4

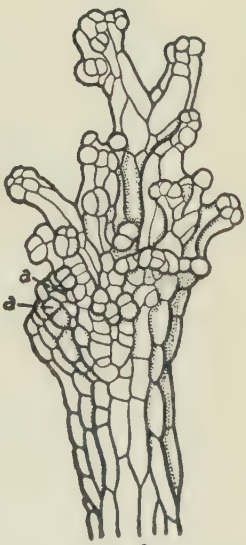
5



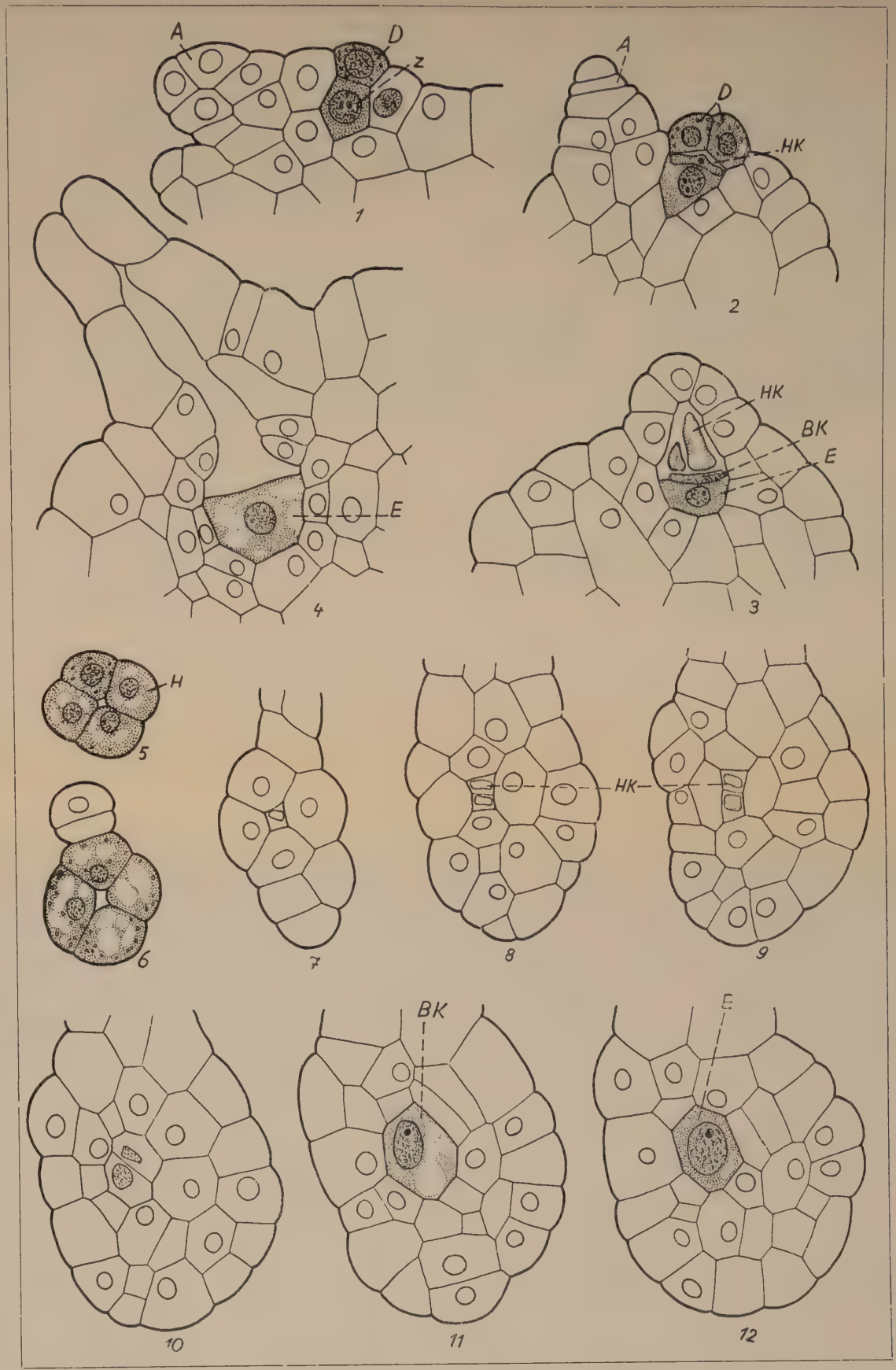
6

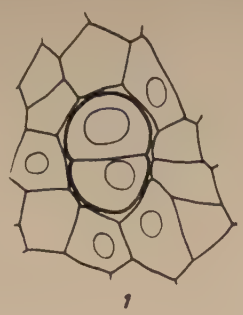
7

9

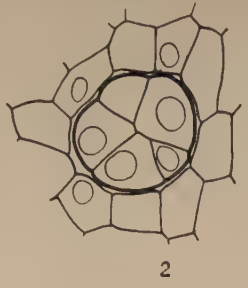


8

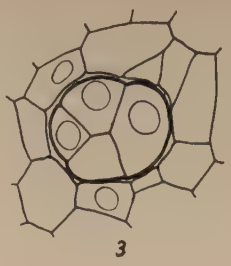

A
D
z
1
A
D
HK
2
HK
BK
E
3
E
4
H
5
6
7
HK
8
9
BK
10
11
E
12



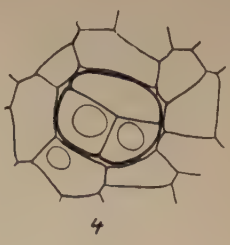
1



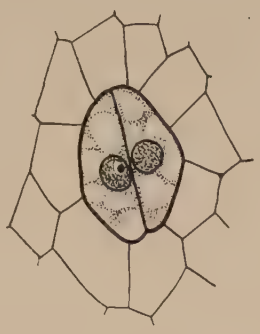
2



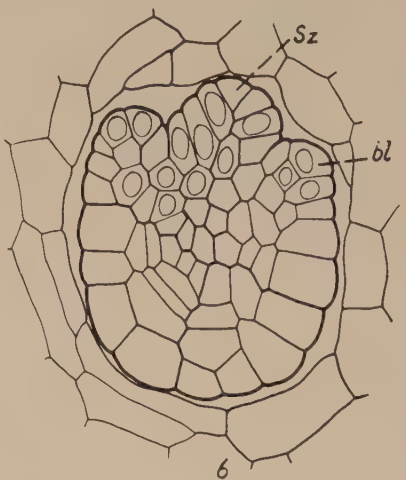
3



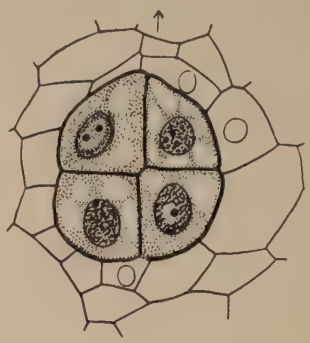
4



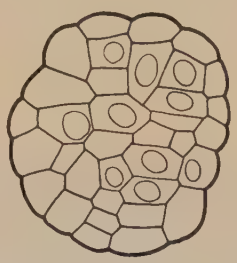
5



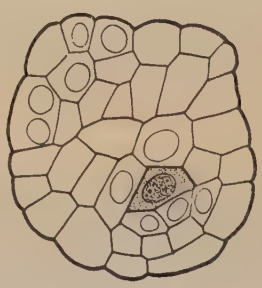
6



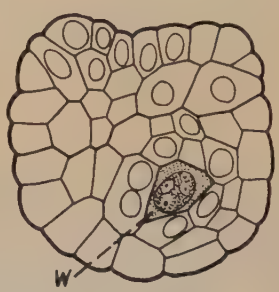
7



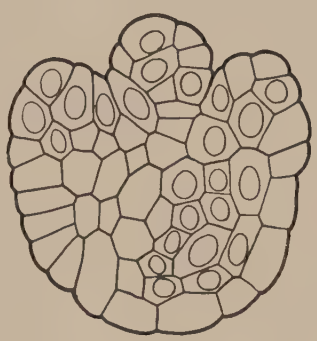
8



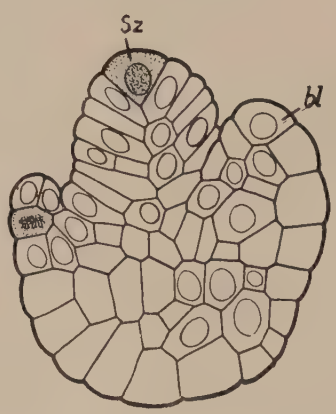
9



10

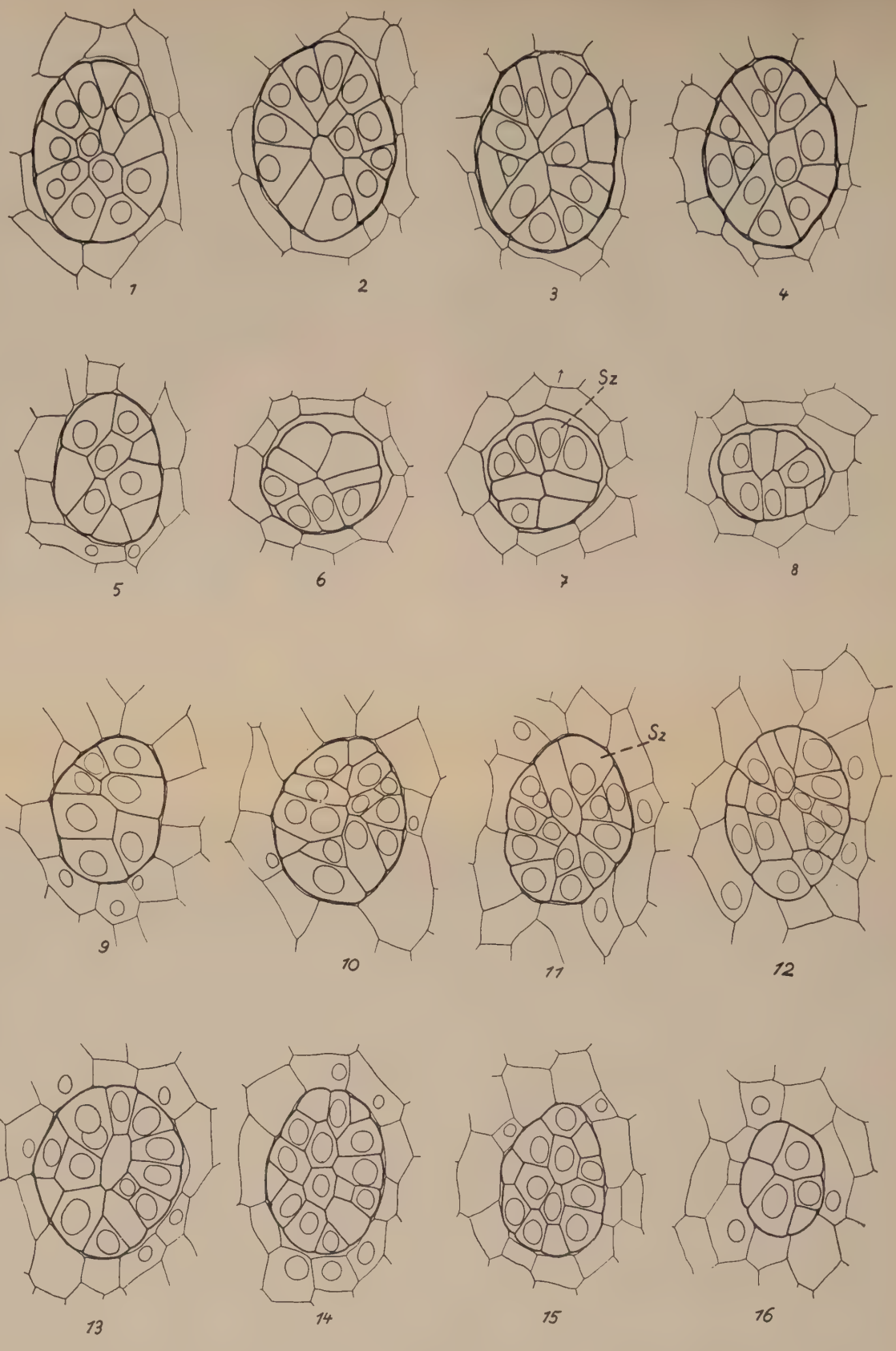


11



12

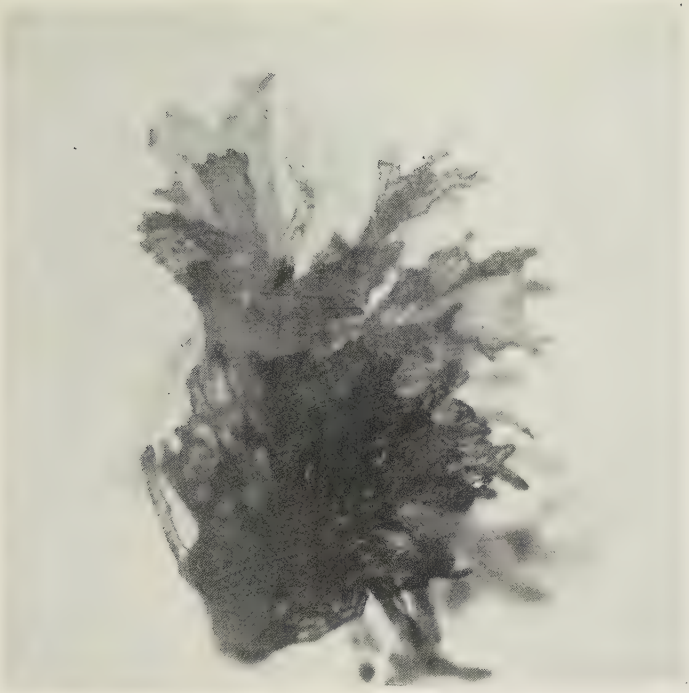
13


1
2
3
4
5
6
1
Sz
7
8
9
10
Sz
11
12
13
14
15
16

I

II

III



IV

V

VI

VII

VIII